АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 61

11

НОЯБРЬ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1976

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

Адрес редакции «Ботанического журнала»:
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская лин., д. 1. Телефон 218-36-12
Ленинградское отделение издательства «Наука»

Зав. редакцией *М. П. Тугина.* Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *О. И. Буркова* и *А. А. Гинзбург*

Сдано в набор 6/VIII 1976 г. Подписано к печати 18/X 1976 г. Формат бумаги 70×108¹/₁₆.
Печ. л. 9¹/₂ + 8 вкл. (1 печ. л.)=14.70 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 16.77. Тип. зак. 1447.
М 37449. Тираж 2583

1-я тип. издательства «Наука». 199034, Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

УДК 547.596/.599 : 581.829 : 58

Г. А. Денисова

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ В РАСТИТЕЛЬНОМ МИРЕ ТЕРПЕНОИДСОДЕРЖАЩИХ ВМЕСТИЛИЩ

G. A. DENISSOVA. THE DISTRIBUTION OF TERPENOID-CONTAINING CONCEPTACLES IN THE WORLD OF PLANTS

Обобщаются сведения о распределении терпеноидсодержащих вместилищ в растительном мире. На основании литературных и собственных данных автор сделал попытку связать морфологические типы терпеноидсодержащих вместилищ с филогенезом растений. Эти секреторные образования появились впервые у агариковых грибов. Уже на первых этапах возникновения содержимое их по химическому составу было довольно сложным. Качественный скачок в эволюции данных секреторных систем произошел у хвойных. В этой группе они достигли высокой степени развития и специализации. Эволюция терпеноидсодержащих вместилищ в основных филах покрытосеменных протекала однотипно. В каждой филе встречаются как примитивные, так и продвинутые формы секреторных образований различных типов. Максимальное развитие терпеноидсодержащих вместилищ наблюдается у двудольных. Вероятно, отсутствие их у растений можно признать примитивным признаком, а их сильное развитие — признаком, наиболее продвинутым. Обсуждается вопрос о возможности использования данных по морфологии терпеноидсодержащих вместилищ в качестве таксономического признака при решении проблем систематики и филогении.

Многие растения синтезируют в своих органах различные вещества терпеноидной природы. К ним относятся эфирные масла, смолы, каучук и гуттаперча. Все эти соединения локализуются, как правило, в специализированных секреторных образованиях, которые мы объединяем термином «терпеноидсодержащие вместилища».

Ранее нами была предложена схема классификации типов и форм терпеноидсодержащих вместилищ (Денисова, 1975). Данная публикация является попыткой обобщить сведения о распределении терпеноидсодержащих вместилищ в растительном мире и дать некоторое представление о связи морфологических типов секреторных образований с филогенезом растений. Эта работа не может претендовать на полный охват всего материала, имеющегося в литературе. Тем не менее мы надеемся, что проведенный нами анализ основных литературных данных позволит достаточно достоверно судить о главных направлениях эволюции терпеноидсодержащих вместилищ растений.

Из существующих филогенетических схем высших растений наибольший интерес для решения поставленной задачи представляют, по нашему мнению, схемы, разработанные А. Л. Тахтаджяном (1956, 1966). В них с максимально возможной полнотой учтены многие признаки строения растений, что позволяет выявить истинные связи между таксонами высокого ранга.

Поскольку филогенетическое развитие таксонов протекает с разной скоростью, одновозрастные таксоны могут находиться на разных ступенях филогенетического развития. Палеоботаника не дает достаточной информации для выяснения этих вопросов. В частности, из-за отсутствия необходимых палеоботанических материалов филогения покрытосеменных, по меткому выражению А. Л. Тахтаджяна (1966), является

«горизонтальной». По этой же причине мы вынуждены рассматривать возникновение тех или иных типов и форм терпеноидсодержащих вместилищ только в филогенетическом аспекте, оставляя в стороне вопрос о времени их возникновения.

Хотя морфология растений включает всю совокупность признаков организации, при решении вопросов «большой филогении» данные по морфологии терпеноидсодержащих вместилищ привлекаются редко. Видимо, считается, что таксономическая ценность этих признаков не велика. Но обоснована ли подобная точка зрения? Ценность этих признаков для решения вопросов филогении может быть выяснена только при попытке их использования. Правомерен вопрос, нельзя ли для характеристики таксонов высокого ранга привлечь данные сравнительной морфологии и эволюции секреторных образований в качестве дополнения к другим морфологическим признакам? Конечно, конвергенция и параллелизм, нередко возникающие в процессе эволюции секреторных образований, сильно затемняют истинную картину филогенетического развития отдельных групп таксонов: по этому признаку нередко сходны не только родственные группы растений, но и очень отдаленные. Однако и другие признаки растений, которым приписывают таксономическое значение, часто оказываются конвергентными. Это касается и физиолого-биохимических признаков. Сходные биохимические особенности нередко свойственны различным таксонам, но они часто показывают не их родство, а только наличие конвергенции. И тем не менее на современном уровне развития науки при построении филогенетической системы растений признано целесообразным, помимо морфологических и анатомических признаков, использовать физиологические и биохимические. Поэтому изучение морфологии терпеноидсодержащих вместилищ, отражающих биохимические свойства растений, видимо, может быть одним из связующих звеньев между морфологическим и биохимическим подходами. Структура секреторных образований в ряде случаев зависит от химического состава содержащегося в них секрета, его консистенции, а также от его биологического значения для данного растения. Поэтому наряду с изучением морфологии секреторных вместилищ желательно и исследование химического состава их содержимого. В данной работе мы не можем подробно рассматривать химические свойства секрета терпеноидсодержащих вместилищ разных типов и форм у различных таксонов, а отметим только общие тенденции в накоплении соединений терпеноидной природы.

Секреторные системы закладываются чрезвычайно рано. Так, полностью сформированные и функционирующие смоляные ходы уже различимы в молодой хвое пихты, находящейся в почке (Chabot I., B. Chabot, 1975). У многих растений вполне развитые железистые трихомы и схизо-лизигенные вместилища можно наблюдать в фазе проростка (Шевченко, Денисова, 1971; Андон, Денисова, 1974, и др.). И, наконец, у представителей некоторых таксонов развитие секреторных образований наблюдалось даже в зародыше семени (Elias, 1929; Schaffstein. 1932; Kaussamann, 1963).

Секреторный аппарат образуется на самых ранних фазах развития растения; строение его весьма консервативно, оставаясь однотипным у близких видов; уже в силу этого данные о его морфологии, видимо, могут служить одним из существенных таксономических признаков.

Все многочисленные разновидности терпеноидсодержащих вместилищ по их происхождению мы объединяем в 4 типа, включающих около 30 форм (Денисова, 1975). Как мы установили позже, некоторые формы IV типа, по-видимому, не имеют самостоятельного значения и их можно объединить в одну (например, формы 5, 6 и 8; см. таблицу).

У многих современных терпеноидсодержащих растений наряду со специализированными секреторными образованиями обнаружены вещества терпеноидной природы в обычных паренхимных или эпидермальных клетках (Kisser, 1958; Metcalfe, 1967, и др.). Изучение локализации продуктов вторичного обмена в неспециализированных клетках не является задачей нашей работы. Мы отметим только, в чем состоит различие между неспециализи-

рованной паренхимной клеткой и самым примитивным специализирован ным секреторным образованием — идиобластом, а также между эпидер мальной клеткой и железистым эпидермисом.

Неспециализированная паренхимная клетка отличается от идио бласта тем, что функция образования секрета у нее не строго фиксирована состояние ее в этом отношении является обратимым, и по строению таку клетку трудно отличить от соседних. Идиобласт, напротив, в норме може функционировать только как специализированная клетка, продуцирую щая секрет. Строение идиобластов у большинства растений сходное Как правило, ядра идиобластов крупнее, чем у окружающих клеток их клеточные стенки рано опробковевают, и содержащийся в полост клетки секрет изолирован целлюлозной или субериновой оболочкой У большинства растений в зрелых органах идиобласты лишены живого содержимого.

Специализированные железистые клетки эпидермиса также отличаютс по строению от обычных эпидермальных клеток (Васильев, Плиско 1974; Мирославов, 1974). Поэтому одноклеточные железистые трихомы следует рассматривать как эпидермальные идиобласты.

При оценке примитивности или продвинутости признаков в предло женной нами схеме классификации терпеноидсодержащих вместилищ мы приняли за основу хорошо известную закономерность, а именно одно из главных направлений прогрессивной эволюции растительного мира — постепенное усложнение всех важнейших систем организмов Исходя из этого, мы считаем, что любое секреторное образование тем примитивнее, чем ближе оно по своему развитию и строению к неспеци ализированной паренхимной клетке, а чем дальше зашла полимеризация секреторной системы, тем она эволюционно более продвинута. А. П. Хох ряков (1975) основной причиной полимеризации любых систем организма считает увеличение количества однотипных блоков, что ведет к повы шению степени надежности системы. Поскольку исходной формой спе циализированных терпеноидсодержащих вместилищ надо признать не специализированную паренхимную клетку, можно считать независимым происхождение всех четырех (выделенных нами) типов секреторных систем у разных таксонов.

Примитивность и продвинутость признаков терпеноидсодержащих вместилищ следует рассматривать в пределах каждого их типа отдельно. Нельзя, например, утверждать, как это делают некоторые авторы (Jeffrey, 1926, и др.), что схизогенные эндогенные вместилища более примитивны, чем млечники или схизо-лизигенные образования. Как мы отметили ранее (Денисова, 1975), терпеноидсодержащие вместилища различных типов, происходящие от неспециализированной паренхимной или эпидермальной клетки, эволюционировали разными путями. Но в пределах каждого типа отчетливо прослеживается эволюционный ряд, показывающий морфологическое усложнение вместилищ от самых примитивных до наиболее продвинутых. Так, членистый млечник, схизогенный эндогенный смоляной ход, железистый волосок с многоклеточной головкой и многорядной многоклеточной ножкой, — все эти секреторные образования являются конечными членами разных рядов развития. Таким образом, сравнительно-морфологические ряды форм внутри каждого типа секреторных вместилищ иллюстрируют эволюционные изменения последних и позволяют судить о направлении их структурной специализации.

Следует принять во внимание известную условность границ между некоторыми секреторными образованиями, принадлежащими к разным типам. Так, остаются неясными взаимоотношения между эмергенцем (III тип) и крупной многоклеточной железистой трихомой (IV тип), о чем мы писали ранее (Денисова, 1975). Между схизогенной эндогенной полостью (II тип) и закрытым схизо-лизигенным вместилищем (III тип) можно предположить генетическую связь, хотя конкретных доказательств этого пока нет. Возможно, что в дальнейшем, при более тщательном

изучении форм и разновидностей секреторных образований, накапливающих вещества терпеноидной природы, удастся найти генетические связи и между другими формами вместилищ, принадлежащих к разным типам.

Ввиду крайне ограниченного объема данной работы мы не имеем возможности подробно обсудить распределение секреторных образований в соподчиненных таксонах, хотя и этот вопрос представляет несомненный интерес. Чем ниже ранг той или иной систематической единицы, тем меньше различий в структуре секреторных систем в пределах этой единицы. Так, внутри рода различия большей частью имеют количественный характер или сводятся к разному распределению секреторных образований по растению. В то время как размеры и соотношение разных типов и форм секреторных систем у далеких друг от друга видов могут варьировать в довольно широких пределах, основные структурные признаки секреторных образований у близких видов, как правило, проявляют значительное единообразие. Примером могут служить виды рода *Dictamnus* L., произрастающие на территории СССР. Нами показано, что строение терпеноидсодержащих вместилищ всех пяти видов этого рода однотипно; некоторые различия можно найти лишь в их расположении на растении (Денисова, 1976). Таксономические единицы более высокого ранга — семейства и порядки — в меньшей степени сходны между собой по морфологии секреторных образований.

Специализированные секреторные вместилища более совершенны и экономичны по сравнению с паренхимными клетками, накапливающими вещества терпеноидной природы. Растения, обладающие хорошо развитым секреторным аппаратом, получают дополнительное преимущество в борьбе за существование. В частности, развитие схизогенных эндогенных вместилищ явилось крупным эволюционным достижением, которое привело к значительной специализации их эпителиальных клеток. Последние уже в эмбриональных тканях способны синтезировать и накапливать секрет сложного химического состава. Мощное развитие смоляных ходов в древесине многих родов сосновых А. А. Яценко-Хмелевский (1954) считает причиной широкого распространения этой группы растений и богатства ее видами. Вследствие целесообразности подобного секреторного аппарата он сохранился до настоящего времени и встречается у многих растений, включая самые молодые таксономические группы.

Анализ и сопоставление терпеноидсодержащих вместилищ у представителей ряда семейств двудольных приводят к заключению, что в пределах каждого семейства имеется доминирующий тип этих образований. Примером крайнего однообразия в строении секреторных систем могут служить семейства *Apiaceae* и *Lamiaceae*. Напротив, у целого ряда семейств, принадлежащих к разным порядкам, проявляется значительное варьирование секреторных структур; в особенности этим отличается сем. *Asteraceae*, в пределах которого наблюдается большое количество разных форм вместилищ, принадлежащих ко всем четырем типам; это лишний раз подтверждает высокую эволюционную продвинутость указанного семейства.

Литературные данные и материалы наших исследований мы попытались свести в таблицу, где филогенетическая система высших растений А. Л. Тахтаджяна (1956, 1966) сопоставлена с нашей классификационной схемой (Денисова, 1975). Ввиду того, что для составления таблицы было привлечено около тысячи источников, мы не имели возможности привести большинство их в списке литературы.

У многих таксонов основными компонентами секрета вместилищ являются эфирные масла и смолы, другие накапливают главным образом каучук. Обычно он содержится в млечном соке (латексе). Анализ таблицы позволяет отметить время возникновения (в филогенетическом аспекте) латекса и эфирномасличного секрета, а также типов и форм вместилищ, синтезирующих терпеноидные соединения.

Ниже приводится схема, которая представляет модификацию таблицы: в каждом кружке, обозначающем определенный порядок (таксон) фило-

генетического древа покрытосеменных, каким его мыслит А. Л. Тахтаджян (1966), отмечены типы вместилищ, обнаруженные у представителей этого порядка.

Таблица показывает, что у растений подавляющего большинства таксонов латекс синтезируется во вместилищах I типа. Но имеются и исключения. Так, вместилища II типа, содержащие латекс, найдены у ряда представителей порядков *Caryophyllales*, *Thymelaeales*, *Rutales*, *Rhamnales*, *Asterales* и *Alismatales* (Meyer, 1932; Metcalfe, Chalk, 1950; Metcalfe, 1967).

Основными компонентами секрета вместилищ II, III и IV типов являются эфирные масла и смолы при полном отсутствии каучука. Исключение представляет *Decaisnea fargesii* Franch. из сем. *Lardizabalaceae*, принадлежащая к пор. *Ranunculales* (Zheng-Hai, 1963), а также некоторые виды *Lactuca* L. и *Sonchus* L. сем. *Asteraceae* пор. *Asterales* (Kisser, 1958). У всех этих растений секрет вместилищ IV типа содержит каучуковые глобулы (иногда вместе с эфирными маслами и смолами).

Известно, что терпеноидсодержащие вместилища встречаются уже у низших растений. Так, более или менее дифференцированные млечники обнаружены у многих агариковых грибов (виды рода *Lactarius*, *Amanita Armillaria*). В млечном соке этих секреторных образований наряду с другими веществами накапливаются и соединения терпеноидной природы (Ячевский, 1933).

У высших растений специализированные терпеноидсодержащие секреторные образования — идиобласты — впервые появились у *Hepaticae* (Slavik, 1950; Hegnauer, 1962)

В пор. *Polypodiales* (*Filicales*) у настоящих папоротников довольно широко распространены так называемые внутренние железки, имеющие вид железистых волосков, но находящиеся в межклетниках основной ткани и близкие по своему происхождению к схизогенным эндогенным вместилищам. Они содержат вещества терпеноидного характера (Frey-Wyssling, 1935; Kisser, 1958; Schnepf, Klásová, 1972).

Мейхебейл (Mahabale, 1949) указывает на наличие в органах *Regnellidium diphyllum* Lindl. из пор. *Marsileales* латексной секреторной системы. Помимо идиобластов, содержащих латекс, здесь найдены более высокоспециализированные секреторные сумки.

В характеристике ископаемых представителей сем. *Lyginopteridaceae* пор. *Cycadofilicales* отдела голосеменных Тахтаджян (1956) упоминает о многочисленных головчатых железках на растениях. Состав содержимого железок неизвестен. Возможно, что они были слизевыми.

Одним из признаков голосеменных, отличающих их от покрытосеменных, является отсутствие у первых эпидермальных трихом.

К сожалению, мы не имеем достаточно полных данных для анализа развития терпеноидсодержащих систем в филогенезе голосеменных. Известно только, что сердцевина ствола *Bennettitales* уже содержала смоляные каналы (Тахтаджян, 1966).

С точки зрения эволюции секреторных систем чрезвычайно интересен гинкго, в различных органах которого в обилии встречаются секреторные клетки и полости, содержащие эфирные масла. Эти секреторные образования можно сравнить со слизевыми ходами цикадовых или со смоляными каналами хвойных. Но в отличие от последних они лизигенные (Тахтаджян, 1956; Hegnauer, 1962). Лизигенное происхождение секреторных образований гинкго позволяет предполагать, что они являются переходной ступенью между слизевыми каналами низших голосеменных и лизигенными смоляными полостями, встречающимися у хвойных.

Большинство современных хвойных способно аккумулировать в своем организме значительные количества эфирных масел и смол, локализованных в эндогенных вместилищах, которые встречаются обычно во всех органах растения. Правда, у некоторых видов сем. *Taxaceae* они редуцированы до такой степени, что сохраняются только в репродуктивных органах, например у видов рода *Torreya* Arn.

Распределение у высших растений (I—IV) типов

Таксоны	I. Эндогенные вместилища с внутриклеточным накоплением секрета								II. Эндогенные вместилища с внеклеточным накоплением секрета		
	идиобласт	цепочка идиобластов	нечленистый млечник	членистый млечник	группа идиобластов	лизигенное травматическое вместилище	закрытая лизигенная сумка	ряды лизигенных сумок	схизогенная эндогенная полость	схизогенный эндогенный канал	«внутренняя железка»
Отдел *Bryophyta*											
Класс *Marchantiatae (Hepaticae)*	э	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Отдел *Polypodiophyta*											
Порядки: 1. *Polypodiales*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	э
2. *Marsileales*	л	—	—	—	—	—	л	—	—	—	—
3. *Salviniales*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Отдел *Pinophyta (Gymnospermae)*											
Порядки: 1. *Cycadofilicales*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2. *Caytoniales*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3. *Glossopteridales*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4. *Cycadales*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5. *Bennettitales*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	э	—
6. *Pentoxylales*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
7. *Ephedrales*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
8. *Welwitschiales*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
9. *Gnetales*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
10. *Cordaitales*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
11. *Ginkgoales*	—	—	—	—	—	—	э	—	—	—	—
12. *Coniferales*	э	—	—	—	э	—	—	—	э	э	—
Отдел *Magnoliophyta (Angiospermae)*											
Класс *Magnoliatae (Dicotyledones)*											
Подкласс A. *Magnoliidae*											
Надпорядок I. *Magnolianae*											
Порядки: 1. *Magnoliales*	э	—	—	—	э	—	э	—	—	—	—
2. *Laurales*	э	—	—	—	э	—	э	—	э	—	—
3. *Piperales*	э	—	—	—	э	—	э	—	—	—	—
4. *Aristolochiales*	эл	э	—	—	эл	—	эл	э	—	—	э
5. *Nymphaeales*	л	—	—	л	—	—	л	л	—	—	—
6. *Nelumbonales*	—	—	—	л	—	—	—	—	—	—	—
7. *Illiciales*	э	—	—	—	—	—	э	—	—	—	—
8. *Ranunculales*	э	—	—	—	—	—	э	э	—	э	—
9. *Papaverales*	л	л	л	л	—	—	л	л	—	—	—
10. *Nepenthales*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Подкласс B. *Hamamelididae*											
Надпорядок II. *Hamamelidanae*											
Порядки: 11. *Trochodendrales*	э	э	—	—	—	—	—	—	—	—	—
12. *Cercidiphyllales*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
13. *Eupteleales*	э	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
14. *Didymelales*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
15. *Hamamelidales*	э	—	—	—	—	—	—	—	—	э	—
16. *Eucommiales*	л	—	л	—	—	—	л	—	—	—	—
17. *Urticales*	л	—	л	—	л	—	л	—	—	э	—
18. *Barbeyales*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
19. *Casuarinales*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

и форм терпеноидсодержащих вместилищ

III. Схизо-лизигенные вместилища							IV. Экзогенные железистые образования										
травматическая полость	травматический канал	закрытое схизо-лизигенное вместилище	открытое схизо-лизигенное субэпидермальное вместилище	«выпуклая поверхность» (пузыревидное вместилище)	эмергенец	«железка» с выполняющей поверхностью	железистый эпидермис	одиночная эпидермальная железистая клетка	волосок с базальной секреторной клеткой	волосок с группой базальных секреторных клеток	железка с одноклеточной головкой и одноклеточной ножкой	железистый волосок с одноклеточной головкой и однорядной многоклеточной ножкой	сидячая железка с многоклеточной головкой	железистый волосок с многоклеточной головкой и однорядной многоклеточной ножкой	железка с эпидермальными секреторными клетками	железка с многоклеточной головкой и многорядной многоклеточной ножкой	латексный эпидермальный канал
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
э	э	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	э	—	—	—	—	э	—	—	—	—	—	—	э	—	—	—
—	—	э	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	э	—	—	—	—
—	—	э	—	—	—	—	—	э	—	—	—	э	э	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	э	—	э	—	—	—	—	—	э	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	э	—	—	—	э	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	э	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	э	э	—	—	—	—	э	—	—	э	э	э	э	э	э	л
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	э	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	э	—	э	—	—	—	—	—	—	—	—	э	—	э	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	э	—	—	—	э	э	—	—	—	—	э	э	э	—	э	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Таксоны	I. Эндогенные вместилища с внутриклеточным накоплением секрета								II. Эндогенные вместилища с внеклеточным накоплением секрета		
	идиобласт	цепочка идиобластов	нечленистый млечник	членистый млечник	группа идиобластов	лизигенное травматическое вместилище	закрытая лизигенная сумка	ряды лизигенных сумок	схизогенная эндогенная полость	схизогенный эндогенный канал	«внутренняя железка»
Порядки: 20. *Fagales*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
21. *Betulales*	э	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
22. *Balanopales*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
23. *Myricales*	э	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
24. *Juglandales*	э	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
25. *Leitneriales*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	э	—
Подкласс C. *Caryophyllidae*											
Надпорядок III. *Caryophyllanae*											
Порядки: 26. *Caryophyllales*	л	—	л	—	—	—	—	—	—	л	—
27. *Theligonales*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
28. *Polygonales*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
29. *Plumbaginales*	эл	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Подкласс D. *Dilleniidae*											
Надпорядок IV. *Dillenianae*											
Порядки: 30. *Dilleniales*	эл	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
31. *Paeoniales*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
32. *Theales*	э	—	—	—	э	—	э	—	э	э	—
33. *Violales*	э	—	л	—	—	—	э	—	э	э	—
34. *Passiflorales*	—	—	—	л	—	—	—	—	—	—	—
35. *Begoniales*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
36. *Capparales*	э	—	—	—	—	—	—	—	—	э	—
37. *Tamaricales*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
38. *Salicales*	э	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Надпорядок V. *Ericanae*											
Порядки: 39. *Ericales*	э	—	—	—	—	—	—	э	—	—	—
40. *Diapensiales*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
41. *Ebenales*	эл	л	л	л	—	эл	л	л	—	—	—
42. *Primulales*	э	—	—	—	—	—	—	э	э	э	—
Надпорядок VI. *Malvanae*											
Порядки: 43. *Malvales*	эл	—	—	—	—	—	—	—	э	—	—
44. *Euphorbiales*	э	—	л	л	—	—	—	л	—	э	—
45. *Thymelaeales*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	эл	—
Подкласс E. *Rosidae*											
Надпорядок VII. *Rosanae*											
Порядки: 46. *Rosales*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	э	—
47. *Grossulariales*	э	—	—	—	—	—	л	—	э	э	—
48. *Saxifragales*	э	—	—	—	—	—	лэ	—	—	—	—
49. *Podostemales*	э	—	—	—	—	—	—	—	э	э	—
50. *Fabales*	э	—	—	—	—	—	э	—	э	э	э
51. *Connarales*	э	—	—	л	—	—	эл	—	э	э	—
Надпорядок VIII. *Myrtanae*											
Порядки: 52. *Myrtales*	э	—	л	—	—	—	э	—	э	э	э
53. *Hippuridales*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

III. Схизо-лизигенные вместилища							IV. Экзогенные железистые образования										
травматическая полость	травматический канал	закрытое схизо-лизигенное вместилище	открытое схизо-лизигенное субэпидермальное вместилище	«выпуклая поверхность» (пузыревидное вместилище)	эмергенец	«железка» с выполняющей поверхностью	железистый эпидермис	одиночная эпидермальная железистая клетка	волосок с базальной секреторной клеткой	волосок с группой базальных секреторных клеток	железка с одноклеточной головкой и одноклеточной ножкой	железистый волосок с одноклеточной головкой и однорядной многоклеточной ножкой	сидячая железка с многоклеточной головкой	железистый волосок с многоклеточной головкой и однорядной многоклеточной ножкой	железка с эпидермальными секреторными клетками	железка с многоклеточной головкой и многорядной многоклеточной ножкой	латексный эпидермальный канал
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	э	—	—	—
—	—	—	—	—	э	э	—	—	—	—	э	э	э	э	э	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	э	э	э	э	э	э	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	э	э	э	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	э	э	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	э	э	—	—	э	э	э	э	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	э	—	—	—
—	э	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	э	э	—	э	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	э	—	—	э	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	э	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	э	э	—	э	—	—	—	—	э	э	э	э	э	э	—
—	—	э	—	—	—	э	э	—	—	э	э	э	э	э	э	—	—
—	—	э	—	—	—	э	э	—	—	э	э	э	э	э	—	э	—
—	—	—	—	э	—	э	—	—	—	—	э	э	э	э	—	—	—
—	э	—	—	—	—	э	—	—	—	—	э	э	э	э	—	э	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	э	э	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	э	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	э	—	—	—	—	э	э	э	э	э	э	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	э	э	—	—	—	—	—	э	—	—	—	э	э	э	—	—	—
—	—	э	э	—	—	—	э	—	—	—	э	э	э	э	—	—	—
э	э	э	—	—	—	э	—	э	—	э	э	э	э	э	—	э	—
—	э	э	—	—	—	—	э	э	—	—	э	—	э	—	э	э	—
—	—	эл	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	э	э	—	—	—	э	э	—	—	—	э	э	э	э	э	э	—
—	—	э	—	—	—	—	—	—	—	—	э	—	э	э	э	э	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	э	э	э	э	—	э	—
—	—	—	—	—	—	—	—	э	—	—	—	—	—	—	—	—	—
э	э	э	—	—	э	э	э	—	—	—	э	э	э	э	э	э	—
—	—	э	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	э	—	—	—
э	э	э	э	—	э	э	—	э	—	э	э	э	э	э	—	э	—
—	—	—	—	—	э	э	—	—	—	—	—	—	—	э	—	—	—

Таксоны	I. Эндогенные вместилища с внутриклеточным накоплением секрета								II. Эндогенные вместилища с внеклеточным накоплением секрета		
	идиобласт	цепочка идиобластов	нечленистый млечник	членистый млечник	группа идиобластов	лизигенное травматическое вместилище	закрытая лизигенная сумка	ряды лизигенных сумок	схизогенная эндогенная полость	схизогенный эндогенный канал	«внутренняя железка»
Надпорядок IX. *Rutanae*											
Порядки: 54. *Rutales*	э	—	—	—	—	—	эл	—	—	эл	—
55. *Sapindales*	лэ	эл	—	л	эл	—	л	л	э	э	—
56. *Geraniales*	э	э	—	—	—	—	э	—	э	—	—
57. *Polygalales*	э	—	—	—	—	—	—	—	—	э	—
Надпорядок X. *Aralianae*											
Порядки: 58. *Cornales*	э	—	—	—	—	—	э	—	—	э	—
59. *Araliales*	—	—	—	—	—	—	э	—	э	э	—
Надпорядок XI. *Celastranae*											
Порядки: 60. *Celastrales*	л	—	л	л	л	—	л	л	э	эл	—
61. *Rhamnales*	эл	—	—	—	—	—	—	—	эл	—	—
62. *Santalales*	лэ	л	л	л	—	—	—	—	э	э	—
Надпорядок XII. *Proteanae*											
Порядки: 63. *Elaeagnales*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
64. *Proteales*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	э
Подкласс F. *Asteridae*											
Надпорядок XIII. *Lamianae*											
Порядки: 65. *Oleales*	—	—	—	л	—	—	—	—	—	—	—
66. *Gentianales*	лэ	—	л	л	—	—	—	—	э	э	—
67. *Dipsacales*	эл	э	—	—	э	—	—	—	э	—	—
68. *Polemoniales*	лэ	л	—	л	—	—	—	л	э	—	—
69. *Boraginales*	э	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
70. *Scrophulariales*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
71. *Lamiales*	э	—	—	—	—	—	—	—	—	—	э
Надпорядок XIV. *Asteranae*											
Порядки: 72. *Campanulales*	—	—	—	л	—	—	—	—	—	—	—
73. *Goodeniales*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
74. *Calycerales*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
75. *Asterales*	эл	л	—	л	—	—	эл	л	эл	эл	—
Класс *Liliatae (Monocotyledones)*											
Подкласс A. *Alismidae*											
Надпорядок I. *Alismanae*											
Порядки: 76. *Alismatales*	—	—	—	л	—	—	—	—	—	л	—
77. *Hydrocharitales*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
78. *Potamogetonales*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
79. *Triuridales*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Подкласс B. *Liliidae*											
Надпорядок II. *Lilianae*											
Порядки: 80. *Liliales*	э	—	—	л	—	э	—	—	—	—	—
81. *Bromeliales*	э	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
82. *Iridales*	э	э	—	—	—	—	—	—	—	—	—
83. *Zingiberales*	э	—	—	л	—	—	—	—	—	—	—
84. *Orchidales*	э	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

III. Схизо-лизигенные вместилища							IV. Экзогенные железистые образования										
травматическая полость	травматический канал	закрытое схизо-лизигенное вместилище	открытое схизо-лизигенное субэпидермальное вместилище	«выпуклая поверхность» (пузыревидное вместилище)	эмергенец	«железка» с выполняющей поверхностью	железистый эпидермис	одиночная эпидермальная железистая клетка	волосок с базальной секреторной клеткой	волосок с группой базальных секреторных клеток	железка с одноклеточной головкой и одноклеточной ножкой	железистый волосок с одноклеточной головкой и однорядной многоклеточной ножкой	сидячая железка с многоклеточной головкой	железистый волосок с многоклеточной головкой и однорядной многоклеточной ножкой	железка с эпидермальными секреторными клетками	железка с многоклеточной головкой и многорядной многоклеточной ножкой	латексный эпидермальный канал
—	э	э	э	э	э	э	—	э	—	—	э	э	э	э	—	э	—
—	э	—	—	—	—	—	э	—	—	—	э	э	э	э	э	э	—
—	—	э	—	—	—	э	э	э	—	—	э	э	э	э	э	э	—
—	э	э	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	э	—	э	—
—	—	—	—	—	—	—	—	э	—	—	э	э	э	э	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	э	э	—	э	—	э	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	э	—	—	—	—	э	—	э	—	—	—	—	э	э	э	э	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	э	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	э	э	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	э	—	—	—	э	э	э	э	—	—	—
—	—	—	—	—	—	э	э	э	—	—	э	э	э	э	э	э	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	э	э	э	э	—	э	—
—	—	—	—	—	—	э	—	—	—	—	э	э	э	э	—	э	—
—	э	—	—	—	—	—	—	—	—	—	э	э	э	э	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	э	э	э	э	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	э	э	э	э	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	э	—	э	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	э	э	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	э	—	—	э	э	э	лэ	—	—	э	э	э	э	—	э	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	э	—	—	—	—	—	э	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	э	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	э?	—	—	—	—	—	—	э?	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	э	—	—	—	—	э	—	—	—	—	—

Таксоны	I. Эндогенные вместилища с внутриклеточным накоплением секрета								II. Эндогенные вместилища с внеклеточным накоплением секрета		
	идиобласт	цепочка идиобластов	нечленистый млечник	членистый млечник	группа идиобластов	лизигенное травматическое вместилище	закрытая лизигенная сумка	ряды лизигенных сумок	схизогенная эндогенная полость	схизогенный эндогенный канал	«внутренняя железка»
Надпорядок III. *Juncanae*											
Порядки: 85. *Juncales*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
86. *Cyperales*	э	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Подкласс C. *Commelinidae*											
Надпорядок IV. *Commelinanae*											
Порядки: 87. *Commelinales*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
88. *Eriocaulales*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
89. *Restionales*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
90. *Poales*	э	—	—	—	э	—	—	—	—	—	—
Подкласс D. *Arecidae*											
Надпорядок V. *Arecanae*											
Порядки: 91. *Arecales*	э	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
92. *Cyclanthales*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
93. *Arales*	э	—	—	л	—	—	—	—	э	э	—
94. *Pandanales*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Примечание. л — вместилища, содержащие латекс; э — вместилища, содержащие эфирные масла и смолы; эл — преобладают вместилища с эфирными маслами; лэ — преобладают вместилища, содержащие латекс.

Покрытосеменные резко отличаются от всех остальных таксономических групп не только по морфологическим признакам, но и по биохимизму. Высокая эволюционная морфологическая и физиологическая пластичность покрытосеменных обусловила их повсеместное распространение и адаптацию к разнообразным условиям внешней среды. Для них характерна способность к образованию значительно большего количества веществ, относящихся к самым различным классам соединений, в том числе и терпеноидов. Усиление интенсивности и разнообразия обмена веществ повлекло за собой в свою очередь развитие многочисленных форм мощных специализированных секреторных систем.

Из таблицы и схемы видно, что развитие терпеноидсодержащих вместилищ в основных филах покрытосеменных протекало в общих чертах однотипно. В каждой филе встречаются как примитивные, так и продвинутые формы секреторных образований различных типов.

Терпеноидсодержащие вместилища в классе двудольных распространены чрезвычайно широко. Лишь для представителей семи порядков этого класса мы не нашли в литературе сведений о наличии у них секреторных образований. Это — *Didymelales*, *Barbeyales*, *Casuarinales*, *Balanopales*, *Paeoniales*, *Diapensiales*, *Calycerales*. Но первые 5 порядков включают каждый по одному семейству, состоящему из единственного рода, а последние два — по одному семейству, в составе которых имеется несколько близких между собой родов. Так что речь идет о представителях

III. Схизо-лизигенные вместилища							IV. Экзогенные железистые образования											
травматическая полость	травматический канал	закрытое схизо-лизигенное вместилище	открытое схизо-лизигенное субэпидермальное вместилище	«выпуклая поверхность» (пузыревидное вместилище)	эмергенец	«железка» с выполняющей поверхностью	железистый эпидермис	одиночная эпидермальная железистая клетка	волосок с базальной секреторной клеткой	волосок с группой базальных секреторных клеток	железка с одноклеточной головкой и одноклеточной ножкой	железистый волосок с одноклеточной головкой и однорядной многоклеточной ножкой	сидячая железка с многоклеточной головкой	железистый волосок с многоклеточной головкой и однорядной многоклеточной ножкой	железка с эпидермальными секреторными клетками	железка с многоклеточной головкой и многорядной многоклеточной ножкой	латексный эпидермальный канал
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	э	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	э	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	э?	—	—	—	—	—	э?	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	э	—	—	—	—	э	э	—	э	э	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

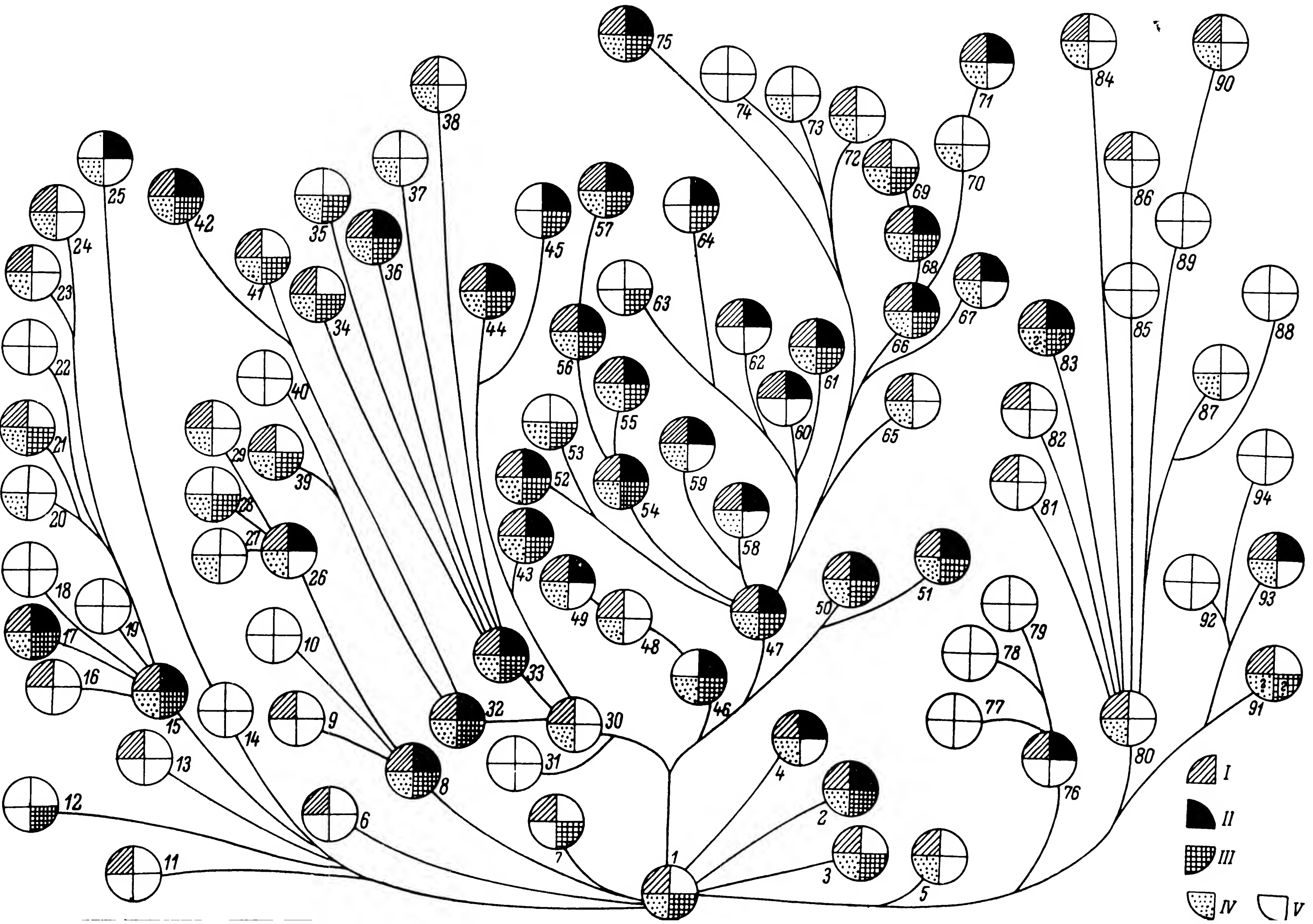
семи монотипных или олиготипных семейств. Интересно, что все перечисленные порядки, кроме *Didymelales*, являются боковыми слепыми ветвями филогенетического древа.

Во всех же остальных 68 порядках класса двудольных зафиксировано большее или меньшее количество представителей, обладающих различными типами терпеноидсодержащих вместилищ.

Двудольные характеризуются массовым развитием экзогенных железистых трихом, которые прошли сложный путь развития от одноклеточных недифференцированных выростов эпидермиса до мощных многоклеточных образований с высокой степенью дифференциации их тканей. Примером могут служить представители подтрибы *Madiinae* сем. *Asteraceae*, обладающие сложно организованными железистыми структурами, наличие которых и позволило выделить эту таксономическую группу (Carlquist, 1959).

К сожалению, ни таблица, ни схема не показывают частоты встречаемости определенных типов и форм терпеноидсодержащих вместилищ в пределах различных семейств. Так, иногда для того или иного порядка в таблице и схеме указаны все 4 типа вместилищ, однако у некоторых семейств этого же порядка встречаются секреторные образования только одного типа или их нет совсем.

Все 10 порядков подкласса A. *Magnoliidae* характеризуются широким распространением секреторных вместилищ I типа. В частности, среди


I
II
III
IV
V
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65
66
67
68
69
70
71
72
73
74
75
76
77
78
79
80
81
82
83
84
85
86
87
88
89
90
91
92
93
94

представителей исходного порядка *Magnoliales*, расположенного в основании филогенетической системы, преобладают крупные идиобласты («масляные клетки»). Особенно хорошо они выражены в сем. *Magnoliaceae*. В данном случае наиболее примитивный тип секреторных вместилищ коррелирует с другими примитивными признаками, характеризующими это семейство. Однако идиобласты встречаются также у представителей еще 116 семейств покрытосеменных, в том числе и у самых продвинутых, например, в сем. *Asteraceae*. Поэтому наличие идиобластов само по себе не может свидетельствовать о примитивности таксона.

Как видно из таблицы и схемы, секреторные вместилища встречаются у представителей немногих родов и семейств, принадлежащих к порядкам подклассов В. *Hamamelididae* и С. *Caryophyllidae*; однако отдельные порядки этих подклассов, например пор. *Eucommiales* и *Urticales*, включают семейства, в которых многие виды накапливают значительные количества терпеноидных соединений.

В трех последующих подклассах наблюдается крайнее разнообразие типов и форм рассматриваемых секреторных систем. В особенности много различных форм терпеноидсодержащих вместилищ в порядках *Ebenales*, *Euphorbiales*, *Rutales*, *Gentianales* и *Asterales*.

Одним из главных вопросов в систематике высших растений является происхождение однодольных. Мы далеки от мысли обсуждать его в настоящей работе. Показывая распределение терпеноидсодержащих вместилищ в порядках этого класса, мы пытаемся лишь дать информацию для размышлений; для обсуждения вопросов филогенеза однодольных предлагаем включить еще одну категорию признаков в арсенал уже используемых. Например, чем можно объяснить незначительное развитие и ограниченное распространение секреторных образований у однодольных? Почему в этом обширном классе секреторные образования довольно хорошо развиты и широко распространены лишь у немногих представителей порядков *Liliales*, *Iridales*, *Zingiberales* (подкласс В. *Liliidae*) и порядка *Arales* (подкласс D. *Arecidae*)?

При анализе литературных данных обращает на себя внимание также то, что у однодольных больше распространены малоспециализированные секреторные образования — идиобласты и железистые эпидермальные клетки (осмофоры). Все остальные формы терпеноидсодержащих вместилищ у них почти не образуются и являются скорее исключением, чем правилом. При этом многие из найденных у однодольных секреторных вместилищ оказываются более примитивно устроенными, чем у двудольных. Почему? Все эти вопросы пока не находят ответа.

Таким образом, у подавляющего большинства растений латекс, содержащий каучук, накапливается в секреторных образованиях I типа. Основными компонентами секрета вместилищ II, III и IV типов являются эфирные масла и смолы.

Распределение типов терпеноидсодержащих вместилищ у покрытосеменных растений (на схеме филогенетических отношений порядков цветковых растений А. Л. Тахтаджяна, 1966).

I, *II*, *III*, *IV* — терпеноидсодержащие вместилища I, II, III и IV типов; *V* — отсутствие вместилищ;? — предполагаемое наличие вместилищ.

Номера порядков: *1 — Magnoliales*, *2 — Laurales*, *3 — Piperales*, *4 — Aristolochiales*, *5 — Nymphaeales*, *6 — Nelumbonales*, *7 — Illiciales*, *8 — Ranunculales*, *9 — Papaverales*, *10 — Nepenthales*, *11 — Trochodendrales*, *12 — Cercidiphyllales*, *13 — Eupteleales*, *14 — Didymelales*, *15 — Hamamelidales*, *16 — Eucommiales*, *17 — Urticales*, *18 — Barbeyales*, *19 — Casuarinales*, *20 — Fagales*, *21 — Betulales*, *22 — Balanopales*, *23 — Myricales*, *24 — Juglandales*, *25 — Leitneriales*, *26 — Caryophyllales*, *27 — Theligonales*, *28 — Polygonales*, *29 — Plumbaginales*, *30 — Dilleniales*, *31 — Paeoniales*, *32 — Theales*, *33 — Violales*, *34 — Passiflorales*, *35 — Begoniales*, *36 — Capparales*, *37 — Tamaricales*, *38 — Salicales*, *39 — Ericales*, *40 — Diapensiales*, *41 — Ebenales*, *42 — Primulales*, *43 — Malvales*, *44 — Euphorbiales*, *45 — Thymelaeales*, *46 — Rosales*, *47 — Grossulariales*, *48 — Saxifragales*, *49 — Podostemales*, *50 — Fabales*, *51 — Connarales*, *52 — Myrtales*, *53 — Hippuridales*, *54 — Rutales*, *55 — Sapindales*, *56 — Geraniales*, *57 — Polygalales*, *58 — Cornales*, *59 — Araliales*, *60 — Celastrales*, *61 — Rhamnales*, *62 — Santalales*, *63 — Elaeagnales*, *64 — Proteales*, *65 — Oleales*, *66 — Gentianales*, *67 — Dipsacales*, *68 — Polemoniales*, *69 — Boraginales*, *70 — Scrophulariales*, *71 — Lamiales*, *72 — Campanulales*, *73 — Goodeniales*, *74 — Calycerales*, *75 — Asterales*, *76 — Alismatales*, *77 — Hydrocharitales*, *78 — Potamogetonales*, *79 — Triuridales*, *80 — Liliales*, *81 — Bromeliales*, *82 — Iridales*, *83 — Zingiberales*, *84 — Orchidales*, *85 — Juncales*, *86 — Cyperales*, *87 — Commelinales*, *88 — Eriocaulales*, *89 — Restionales*, *90 — Poales*, *91 — Arecales*, *92 — Cyclanthales*, *93 — Arales*, *94 — Pandanales*.

Возникновение терпеноидсодержащих вместилищ, по-видимому, следует связывать с появлением агариковых грибов. У высших растений секреторные образования, накапливающие соединения терпеноидной природы, впервые появляются у *Hepaticae*. Секреторные системы растений обеих групп являются примитивными и принадлежат к I типу.

Можно считать, что уже на первых этапах возникновения рассматриваемых секреторных систем их содержимое по химическому составу было достаточно сложным.

Качественный скачок в эволюции терпеноидсодержащих вместилищ произошел у хвойных. Появлению и интенсивному развитию у них секреторных систем способствовали, по всей вероятности, резко изменившиеся условия внешней среды, в которых оказались представители данной группы растений. Во всяком случае секреторные образования хвойных по многим чертам представляют качественно новый этап их эволюции; впервые в филогенезе растений они достигли столь высокой степени развития и получили такое широкое распространение.

Развитие терпеноидсодержащих вместилищ в основных филах покрытосеменных протекало в общем однотипно. В каждой филе встречаются как примитивные, так и продвинутые формы секреторных образований различных типов.

Максимального развития терпеноидсодержащие вместилища всех четырех типов достигли только у двудольных. Здесь же впервые в растительном мире появились и получили широкое распространение эпидермальные железистые трихомы, содержащие вещества терпеноидной природы.

В классе однодольных рассматриваемые секреторные системы развиты значительно слабее и имеют ограниченное распространение.

Вероятно, отсутствие терпеноидсодержащих вместилищ у растений можно признать примитивным признаком, а их сильное развитие — признаком продвинутым.

ЛИТЕРАТУРА

Андон Т. М., Г. А. Денисова. (1974). Локализация кумариновых соединений в секреторных вместилищах *Ruta graveolens* L. Растит. ресурсы, X, 4. — Васильев А. Е., М. А. Плиско. (1974). Ультраструктура железок *Betula verrucosa* Ehrh. Растит. ресурсы, X, 2. — Денисова Г. А. (1975). Опыт классификации терпеноидсодержащих вместилищ растений. Бот. ж., 60, 12. — Денисова Г. А. (1976). Сравнительное изучение секреторных вместилищ видов рода *Dictamnus* L. флоры СССР. Растит. ресурсы, XII, 1.— Мирославов Е. А. (1974). Структvра и функция эпидермиса листа покрытосеменных растений. — Тахтаджян А. Л. (1956). Высшие растения. I. — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. — Хохряков А. В. (1975). Закономерности эволюции растений. — Шевченко С. В., Г. А. Денисова. (1971). Развитие железистых образований листа *Salvia sclarea* L. Растит. ресурсы, VII, 2. — Яценко-Хмелевский А. А. (1954). Основы и методы анатомического исследования древесины. — Ячевский А. А. (1933). Основы микологии. — Carlquist S. (1959). Studies of *Madiinae*: anatomy, cytology and evolutionary relationships. Amer. J. Bot., 46, 2. — Chabot I. F., B. F. Chabot. (1975). Developmental and seasonal patterns of mesophyll ultrastructure in *Abies balsamea*. Canad. J. Bot., 53, 3. — Elias S. (1929). Die Entwicklung der Sekretbehälter mit besonderer Berücksichtigung der Sekretbildung und Ausscheidung bei einzelen Arten der Umbelliferen und Rutaceen. Dissertation. — Frey-Wyssling A. (1935). Die Stoffausscheidung der höheren Pflanzen.— Hegnauer R. (1962). Chemotaxonomie der Pflanzen. 1. — Jeffrey E. C. (1926). The anatomy of woody plants. Chicago. — Kaussmann B. (1963). Pflanzenanatomie. — Kisser J. G. (1958). Die Ausscheidung von ätherischen Ölen und Harzen. Handbuch der Pflanzenphysiol. X. — Mahabale T. S. (1949). The laticiferous system of *Regnellidium diphyllum* Lindl. Current. Sci., 18, 12. — Metcalfe C. R. (1967). Distribution of latex in the plant kingdom. Econom. Bot., 21, 2. — Metcalfe C. R., D. Chalk. (1950). Anatomy of the dicotyledons, 1, 2. — Meyer F. Y. (1932). Beiträge zur Anatomie der Alismataceen. Beihefte, Bot. Zblt., 49, 3. — Schaffstein G. (1932). Untersuchungen an ungegliderten Milchröhren. Beihefte, Bot. Zblt., 49, 1. — Schnepf E., A. Klásová. (1972). Zur Feinstruktur von Öl- und Flavon-Drüsen. Berichte Deutsch. Bot. Ges., 85, 56. — Slavik B. (1950). Specific Bodies in the cells of *Hepaticae*. Studia Bot. Czechosl., 11, 4. — Zheng-Hai Hu. (1963). Studies on the structure and the ontogeny of laticiferous canals of *Decaisnea fargesii* Franch. Acta Bot. Sinica, 11.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 8 XII 1975.

SUMMARY

An attempt was made to reveal the connection between the morphological types of terpenoid-containing conceptacles and phylogenetic system. The beginning of the development of these secretory systems must be connected with the appearance of agarical mushrooms. A qualitative leap in the evolution of terpenoid-containing conceptacles took place in Conifers. Their development in different groups of Angiosperms went on similarly. In each phyle primitive as well as developed forms of secretory units of different types are found. The maximal development of terpenoid-containing conceptacles occurred in dicotyledons. Most likely the absence of terpenoid-containing conceptacles must be considered as primitive character, whereas their maximal development is an advanced character.

УДК 581.5 : 581.4 : 581.55 : 550.4 : 581.412

Г. М. Зозулин

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ РАСТЕНИЙ В АСПЕКТЕ УЧЕНИЯ О БИОСФЕРЕ

G. M. ZOZULIN. LIFE FORMS OF PLANTS IN THE ASPECT OF BIOSPHERE STUDY

Излагаются возможности объединения эколого-географического, морфолого-биоценотического и генетико-биохимического подхода к изучению жизненных форм с позиций учения о биосфере. В этом плане жизненные формы понимаются как конвергентно возникшие объединения растительных организмов, представляющие качественно особый этап эволюции приспособлений к максимальному проявлению биогенной миграции химических элементов в биосфере. Излагая теоретические и практические положения, следующие из такой постановки вопроса, автор предлагает выделить учение о жизненных формах в качестве особой дисциплины — экобиоморфологии растений.

Крупнейший естествоиспытатель Гумбольдт едва ли мог предполагать, как в будущем будут развиваться его идеи о «физиономических», или «основных», формах растений. Дальнейшее развитие многих биологических дисциплин доказало плодотворность его главной идеи — подразделить все многообразие организмов на «основные» группы, объединенные общностью внешнего облика, а следовательно, и приспособительных особенностей, помогающих организмам в их «борьбе за существование». Со времени Варминга (Warming, 1909) такие группы, или объединения, прочно вошли в науку под названием «жизненные формы».

Особое развитие учение о жизненных формах получило среди ботанических дисциплин. Прежде всего его взяли на вооружением орфологи, затем систематики, экологи, физиологи, ботанико-географы и, наконец, геоботаники. Нет смысла приводить перечень исследователей, внесших свой вклад в это учение: исторические обзоры даны в работах И. Г. Серебрякова (1962), а позже Т. И. Серебряковой (1972). Только в последней сводке Серебряковой приводятся в качестве основной литературы по этой проблеме 369 работ, опубликованных преимущественно в последние годы. Кстати, сам факт помещения этой сводки в первый том «Итогов науки и техники» серии «Ботаника» свидетельствует о чрезвычайной актуальности проблемы учения о жизненных формах растений. Несколько слабее разрабатывается проблема жизненных форм в цикле зоологических и географических дисциплин.

Но, как часто бывает при большом интересе ученых различных специальностей к какой-либо проблеме (в данном случае к проблеме жизненных форм), возникает опасность «рассеивания» содержания самого понятия, появления разнообразных подходов к нему, «избытка» терминологии, критических оценок и появляется желание внести в учение не всегда оправданную новизну. Воспользовавшись уже ставшим тривиальным выражение, можно сказать, что «поток информации» в таких случаях грозит перейти в «поток публикаций», часто недостаточно информативных, что затрудняет и обзор литературы, и определение самого понятия.

Сказанное выше не дает повода упрекать автора данной публикации в желании «снизить» значение изучения жизненных форм с разных пози-

ций. Интерес к этому учению специалистов разного профиля, конечно, оправдан, и они могут внести много ценного в разработку различных дисциплин на основе учения о жизненных формах. Достаточно вспомнить, что на базе этого учения возникла новая школа «экологической морфологии растений». Ее основатель И. Г. Серебряков (1962) и его ученики сделали ценнейший вклад в познание ряда групп жизненных форм, особенно много они дали для выяснения большого и малого жизненного циклов и ритма развития целого ряда видов растений. Очень продуктивен подход ленинградской школы (Е. М. Лавренко, В. М. Свешникова, 1968, и др.) к использованию жизненных форм (для которых они применяют удачный термин «экобиоморфы») в биокомплексных геоботанических исследованиях. Наконец, перспективны разработки многомерных эколого-биологических оценок видов по комплексу признаков, характеризующих жизненные формы (Schmid, 1956, 1963; Meusel, 1970; Голубев, 1968, и др.), хотя они уводят от интегрированного понимания «классических» жизненных форм и более приемлемы для целей систематики растений. Несомненно, существенны многие исследования жизненных форм в региональном плане, среди которых можно назвать ряд фундаментальных работ (Ричардс, 1961; Коровин, 1961, 1962; Corner, 1962; Тихомиров, 1963; Вальтер, 1968, 1974; «Биокомплексные исследования в Казахстане», 1969, и др.).

Но, несмотря на несомненную ценность перечисленных и многих других работ, обилие подходов, трактовок, терминов, а также полемика между представителями разных направлений приводят к выводу, что учение о жизненных формах растений переживает известный кризис и что само понятие «жизненная форма» стало неопределенным. Не имея целью вступать в полемику по более частным вопросам, напомню, что, например, согласно представлениям В. Н. Голубева (1959), каждый вид растений по сути является «неповторимой» жизненной формой. Еще дальше идет в этом направлении Е. Л. Нухимовский (1973), согласно которому отдельной жизненной формой является даже не вид, а индивидуум. Если придерживаться таких взглядов, то по сути дела отпадает необходимость самого понятия и особого учения о жизненных формах растений.

Целью нашей статьи является попытка по-новому подойти к содержанию учения о жизненных формах растений, показать возможные пути выхода из возникшего тупика, выявить новые области применения понятия жизненных форм. Напомню, что я неоднократно выступал с обоснованием своих взглядов о сущности и специфичности этого понятия, предложил собственную систему жизненных форм, разработал концепцию об основных направлениях и путях их эволюции. Две работы из этого цикла опубликованы в «Ботаническом журнале» (Зозулин, 1961, 1968). Это позволяет мне, не повторяя многих выдвинутых мной положений, высказать для их развития новые соображения.

Все многообразие подходов к жизненным формам можно свести к трем основным: эколого-географическому, морфолого-биоценотическому и генетико-биохимическому. Они могут быть логично увязаны друг с другом, если к понятию жизненная форма подойти с позиций учения о биосфере. Отправными пунктами при этом должны стать два основных биогеохимических принципа В. И. Вернадского (1960), а именно: 1) «биогенная миграция химических элементов в биосфере стремится к максимальному своему проявлению» (стр. 244); 2) «эволюция видов, приводящая к созданию форм жизни, устойчивых в биосфере, должна идти в направлении, увеличивающем проявление биогенной миграции атомов в биосфере» (стр. 247).

Применительно к жизненным формам эти принципы позволяют сделать три главных вывода: 1) абиотическая среда определяет направление формообразовательного процесса растений, которое обусловлено потенциальными возможностями использования растениями запасов химических элементов и энергетических ресурсов в пределах данной территории;

2) конкретные пути формообразования растений в пределах его разных направлений при «всюдности» жизни осуществляются в условиях биотического окружения (т. е. в определенных биогеоценозах); 3) возникновение новых жизненных форм в пределах разных путей формообразования всегда начинается с биохимических изменений и генетических перестроек в организмах, в результате которых возрастает «проявление биогенной миграции» химических элементов в конкретных биогеоценозах как материально-энергетических ячейках биосферы. Обоснование главных направлений и путей эволюции жизненных форм семенных растений дано мной в отдельной статье (Зозулин, 1968).

Приведенные выше выводы отражают основные подходы к разработке учения о жизненных формах растений. Эколого-географический подход заключается преимущественно в региональных исследованиях и выделении «струй» морфогенеза для отдельных групп стран или ведущих факторов среды. Классическим примером такого подхода являются работы Варминга (Warming, 1909) и А. П. Шенникова (1938), выделявших жизненные формы (или жизненные типы) растений по их отношению к влаге. Многие авторы для наземных растений ведущим направлением эволюции считают ксероморфогенез (Engler, 1879; Шостаковский, 1937; Вульф, 1944, и др.). А. А. Гроссгейм (1950) обосновал «равноправность» и других направлений (мезоморфогенез, термоморфогенез).

Говоря о направлениях формообразования растений в разных условиях абиотической среды, следует иметь в виду, что даже в самых аридных областях это направление не всегда осуществляется в виде ксероморфогенеза (например пустынные формы эфемеров, эфемероидов, гемиксерофитов и т. д.). В данном случае правильнее говорить о ксерогенном направлении формообразования; это определение охватывает и приведенные выше исключения. Объединяя разные страны по ведущим зональным формообразующим факторам (температурный режим и влага), можно выделить четыре группы их: 1) аридные макротермные с ксерогенным направлением формообразования; 2) гумидные микротермные с криогенным направлением его; 3) гумидные макротермные с фотогенным направлением; 4) аридные микротермные с криоксерогенным направлением формообразования (Зозулин, 1968). Естественно, что кроме основных, зональных направлений, в этих странах осуществляется и формообразование, связанное с воздействием локальных факторов (гидрогенное, литогенное, галогенное и другие направления морфогенеза).

Исходя из биогеохимических принципов, из потребностей и реакции растительных организмов, суть эколого-географического подхода можно определить словом «иметь» (учет потенциальных, имеющихся, доступных химических элементов в условиях данной абиотической среды).

Второй, морфолого-биоценотический, подход к жизненным формам растений заключается в их непосредственном изучении, выяснении путей становления этих форм на фоне конкретных направлений морфогенеза. В значительной части работ морфологов при трактовке отдельных жизненных форм не принимается во внимание биотическое окружение, т. е. вольно или невольно нарушается одно из важнейших положений учения о биосфере — о «всюдности» жизни. Полагаю уместным еще раз подчеркнуть, что практически всегда отдельные популяции могут получить только определенную долю (доступную благодаря приспособлениям, обеспечивающим их конкурентную способность) из общего потенциала абиотической среды. В связи с этим чисто морфологическая или даже морфолого-экологическая (без учета биоценоза) трактовка жизненных форм явно недостаточна. В конечном счете успех реализации приспособительных возможностей определяется степенью устойчивости вида в фитоценозе. Поэтому необходимо (за исключением отдельных экспериментальных исследований) связывать исследования путей формообразовательного процесса в рамках единого морфолого-биоценотического подхода.

Следует подчеркнуть, что формообразование и становление жизненных форм в фитоценозах непосредственно связано с процессом фило-

ценогенеза (Сукачев, 1944). Селектоценогенез приводит только к модификации и перераспределению отдельных жизненных форм по удельному весу в фитоценозе, хотя этот процесс открывает перспективу нового формообразования. Конкретнее процесс становления жизненных форм при морфолого-биоценотическом подходе можно связывать с определенными филоценогенетическими категориями — с историческими свитами растительности (Зозулин, 1970).

Основным путем формообразования является развитие и усложнение общих приспособлений растительной особи к удержанию площади обитания и распространению по ней (от реддитивных к рестативным и иррумптивным жизненным формам). Более частными в пределах основного пути являются следующие: приспособление к сезонной ритмике вегетации (вечнозеленые, летне- и зимнелистопадные формы — периодические формы), сокращение длительности жизненного цикла надземных скелетных осей и изменений характера их роста: деревья—кустарники—полукустарники—травы (Серебряков, 1955, 1962; Schmid, 1956 и др.), а у периодических форм (трав) — развитие приспособлений у подземных частей растения для удержания площади обитания и разрастания на ней (стержнекорневые—кистекорневые и от них дерновинные и корневищные формы). В некоторых случаях последовательность этапов частных путей эволюции может изменяться (Серебрякова, 1971, и др.). Более подробно обоснование перечисленных путей эволюции освещено в одной из моих работ (Зозулин, 1968).

На основе биогеохимических принципов суть морфолого-биоценотического подхода образно можно определить словом «взять» (особенности данной жизненной формы, определяющие способы получения ее доли из общего потенциала биогенных химических элементов данной абиотической и биотической среды).

Третий, генетико-биохимический, подход (вытекающий из второго биогеохимического принципа Вернадского) в учении о жизненных формах пока не получил должного своего развития. Известны довольно многочисленные попытки связать эволюцию организмов или филогенетические ряды отдельных таксонов с теми или иными биохимическими компонентами (Florkin, 1944; Благовещенский, 1950; Alston, Turner, 1963; Swain, 1966; Белозерский, 1969, и др.) и даже использовать молекулярный подход к экологии организмов (Florkin, Schoffeniels, 1969, и др.). Однако это только начало, и генетико-биохимическое обоснование жизненных форм растений — задача будущего.

Но на основе биогеохимических принципов необходимо биохимическое и генетическое истолкования усложняющихся в процессе эволюции приспособлений организмов, находящих выражение в их жизненных формах, с точки зрения интенсификации биогенной миграции атомов в биосфере. Суть генетико-биохимического подхода можно образно определить словом «перестроиться» (в смысле способности к перестройке генетического аппарата и особенностей обмена веществ, увеличивающих биогенную миграцию химических элементов в окружающем растение биогеоценозе).

Итак, основная задача учения о жизненных формах растений в настоящее время заключается в необходимости связать в единое целое эколого-географический, морфолого-биоценотический и генетико-биохимический подходы, т. е. неразрывную триаду: «иметь—взять—перестроиться». Это можно осуществить только на основе учения о биосфере, т. е. создав единый «биосферный» подход к учению о жизненных формах. Несомненно, должны сохраняться и разрабатываться и частные подходы, свойственные различным дисциплинам, где правомерно использование разных понятий о жизненных формах. Но чтобы избежать «рассеивания» реально существующего явления — жизненных форм — и осуществить интеграцию подходов к его изучению, видимо, необходимо создание новой биологической дисциплины, задачей которой будет обоснование и исследование жизненных форм в плане биосферы. Возможное (хотя,

может быть, и не самое лучшее) название новой дисциплины — экобиоморфология растений (от удачного термина «экобиоморфа», предложенного представителями ленинградской школы геоботаников Лавренко и Свешниковой, 1968).

Видимо, одной из главных трудностей явится определение термина «жизненная форма» (экобиоморфа). Здесь не представляется возможным разбирать положительные и отрицательные стороны многочисленных, имеющихся в литературе определений, тем более что они обычно основывались на частных подходах, характерных для различных дисциплин. Полезнее попытаться дать определение с учетом высказанных выше положений.

Под жизненными формами следует понимать *конвергентно возникшие объединения растительных организмов, обладающих принципиально сходными морфологическими и биологическими приспособлениями к удержанию особями площади их обитания и распространению по ней в условиях сложной абиотической и биотической среды; вместе с тем жизненные формы являются качественно особыми этапами эволюции приспособлений к максимальному проявлению биогенной миграции химических элементов в биосфере.*

Исходя из этого определения жизненных форм, экобиоморфология растений должна четко установить их положение как объектов исследования. Это позволит устранить ряд дискуссионных моментов в толковании данного понятия представителями разных дисциплин. Прежде всего нужно отметить следующее.

1. В аспекте биосферы жизненные формы растений рассматриваются как продуценты, определяющие выход биомассы запасаемой энергии на единицу площади.

2. В этом же плане жизненные формы растений являются особыми этапами (звеньями) эволюции приспособлений у совместно обитающих растений в направлении усиления биогенной миграции химических элементов в условиях той или иной среды.

3. Поэтому при выделении конкретных жизненных форм следует предпочесть интегрированный подход, понимая их как объединения принципиально сходных по указанным приспособлениям организмов.

4. Как конвергентно возникшие объединения организмов жизненные формы ни в коей мере не могут приравниваться к видам, а разработка филогенетических проблем жизненных форм может дать только ценный материал для филогении отдельных таксонов.

5. Жизненные формы растений должны рассматриваться как очень важный объект при решении многих вопросов биоценотического и биосферного уровней организации жизни, в том числе и при решении чисто практических вопросов.

Остановимся на некоторых возможностях применения учения о жизненных формах при разработке теоретических и практических вопросов, связанных с проблемами биосферы и биогеоценозов. Учитывая «биогеоценозообразующую» роль фитоценозов (Сукачев, Дылис, 1964) и стремясь показать возможности экобиоморфологии растений как особой дисциплины, мы ниже сосредоточим свое внимание на проблемах, связанных с растительными сообществами. Естественно, что дальнейшее развитие приведенных ниже положений, касающихся применения учения о жизненных формах к фитоценозам, в биосферном плане должно быть распространено на био- и биогеоценозы.

1. Фитоценозы как закономерные объединения жизненных форм. Эта идея в общем не нова. Еще Г. Н. Высоцкий (1915), выделяя «социальные классы» растений, характеризовал фитоценозы как совокупности жизненных форм. Дальнейшее развитие это представление получило в работах ленинградской геоботанической школы при использова-

нии экобиоморф для характеристики фитоценозов. Е. М. Лавренко (1955) считает желательным разделить исследование экобиоморф на две фазы: в естественных условиях (т. е. в фитоценозах, — *Г. З.*), а затем в экспериментальной обстановке, моделируя условия среды. В целом ряде работ последних лет дана конкретная оценка фитоценозов как объединений жизненных форм — экобиоморф (Семенова-Тян-Шанская, 1948; Работнов, 1965; «Биокомплексные исследования в Казахстане», 1969, и др.).

С позиций биогеохимических принципов Вернадского сформировавшиеся фитоценозы представляют собой сложные структурно-динамические системы, состоящие из различных объединений организмов (в данном случае экобиоморф), у которых принципиально различно максимальное «проявление» биогенной миграции химических элементов. Все жизненные формы (как совокупности входящих в них видов) занимают свои, особые «ниши» в общем потоке биогенной миграции и в едином комплексе фитоценоза определяют максимально возможный выход биомассы и запасаемой ими энергии на единицу площади. Каждая жизненная форма в данных условиях среды вносит свою долю в эти процессы.

2. **Фитоценозы как эталоны природы.** Из предыдущего следует, что сформировавшиеся фитоценозы (прежде всего зональные типы) представляют собой незаменимые эталоны, в которых реализуются потенциальные возможности среды в виде максимального выхода биомассы (в том числе и подземной) и энергии (в том числе и энергии, заключенной в гумусе почв) на единицу площади в пределах той или иной территории. Поэтому необходимо сохранение таких эталонов в качестве заповедников («уголков биосферы») по возможности с охватом всех зональных, подзональных и главных провинциальных ландшафтов. Всестороннее изучение этих эталонов, в частности с позиций экобиоморфологии растений, является крайне важной задачей. Заповедники такого типа, в которых будут сосредоточены основные эталоны — фитоценозы, станут необходимой базой для исследований по экобиоморфологии растений, ее живой «лабораторией» с многовековыми «экспериментами», поставленными самой природой и дающими всестороннюю информацию.

Следует отметить, что в современных фитоценозах-эталонах также содержится информация об их становлении. С этих позиций в фитоценозах важно различать (следуя терминологии Сукачева, 1944) филоценогенетическое «ядро» и селектоценотические включения, представленные теми или иными жизненными формами. Исторический анализ современных фитоценозов в конечном счете сводится к установлению степени участия в их сложении видов, относящихся к разным историческим свитам растительности, понимаемым как филоценогенетические категории (Зозулин, 1970). Естественно, что в этом анализе важное место занимает учет жизненных форм с точки зрения принадлежности их к той или иной исторической свите.

3. **Моделирование фитоценозов с использованием жизненных форм.** Как известно, фитоценозы являются структурно-динамическими системами статистического типа, т. е. системами со стохастическим (определяемым случайностями) поведением отдельных элементов. Структура системы возникает на основе статистического эффекта (Александрова, 1961, 1970). Моделирование таких систем (в случае фитоценоза) крайне сложно, особенно если в качестве отдельных элементов системы принять отдельные особи или даже виды растений. Детерминированность системы — фитоценоза — можно значительно усилить, если в качестве ее элементов выбрать жизненные формы растений. В этом случае задачи моделирования сильно упрощаются за счет резкого уменьшения числа элементов системы, а сама модель становится более достоверной, так как фитоценозы являются закономерными объединениями жизненных форм.

В одной из формулировок Паттена (1966) на языке кибернетики изложен по сути дела первый биогеохимический принцип Вернадского. Эта формулировка сводится к следующему: сообщество запрограммиро-

вано так, что оно «выбирает» стратегию максимизации биомассы и ее энергетического содержания. Из этого следует максимизация способности «получить выгоду и увеличивать запасы информации», т. е. максимизация форм и стабильности таких сообществ.

Именно по этим показателям — выходу биомассы и запасу энергии — и следует для теоретических и практических целей прежде всего создавать облегченные модели природных эталонов — фитоценозов, используя в качестве элементов системы жизненные формы. Хотя практически очень нелегко получить исходные показатели даже для суммы организмов, относящихся к одной и той же жизненной форме (учитывая подземные части растений), но это значительно проще, чем учет отдельных видов, популяций или особей. А модель — всегда допустимое упрощение, если при этом не искажается сущность, которая вкладывается в нее. В случае необходимости эти модели всегда можно усложнить, отразив в них специфику отдельных видов той или иной интегрированной жизненной формы.

4. **Проблема бонитировки сельскохозяйственных угодий.** Используя модели природных эталонов — фитоценозов — по показателям выхода биомассы и энергетического запаса на единицу площади, можно создать объективную бонитировку (оценку) сельскохозяйственных угодий на территориях, ранее занятых естественными сообществами. По этим же показателям, определенным на одну и ту же единицу площади, можно анализировать любую окультуренную площадь и путем сравнения с природным эталоном установить степень рациональности ее использования. Важность учета в качестве основы для оценки изменений, происходящих при окультуривании целинных участков, отмечал еще В. В. Докучаев (1883). Как правило, в монокультурах всегда остаются неиспользованные экологические ниши, что создает условия для распространения сорняков, относящихся к иным жизненным формам. Между тем известно, что сорняки практически не внедряются в природные сложившиеся фитоценозы. Задача земледелия в большинстве случаев состоит в том, чтобы получить максимальный выход биомассы и запасов энергии на единицу площади (хотя в ряде случаев при получении специфической продукции эта цель не всегда реализуется). Конечно, применяя различные агротехнические приемы (удобрение, орошение и т. д.), можно добиться и превышения природных показателей продуктивности, но это можно установить только путем сравнения с природным эталоном.

Сравнение выхода биомассы в естественных фитоценозах и на сельскохозяйственных угодьях всегда должно вестись с учетом подземных частей растений, по характеру которых обычно выделяются жизненные формы, относящиеся к подтипам периодических (травы с периодически отмирающими надземными побегами; кстати отмечу, что в связи с неопределенностью понятия «трава» этот термин нецелесообразно использовать в системах жизненных форм). Кроме того, запас биомассы без учета содержащейся в ней энергии, в том числе в гумусе почв, также не дает объективных данных для сравнения. Поясню сказанное таким примером. В Центрально-Черноземном заповеднике (Курская область) на мощных черноземах общая продукция надземной биомассы в целинном перистоковыльном степном сообществе примерно в 3 раза ниже, чем в расположенных рядом опытных посевах пшеницы. Но биомасса подземных частей в посевах пшеницы в 2.5—3 раза меньше, чем в степном сообществе (Зозулин, 1959). В результате этого за 5 лет опыта в посевах монокультуры — пшеницы (без внесения удобрений) — содержание гумуса в верхнем пятисантиметровом слое почвы снизилось на 3% (Герцык, 1968). Конечно, в дальнейшем содержание гумуса более или менее стабилизируется, так как в посевах пшеницы как агрофитоценозе почвенный слой будет ежегодно обогащаться отмершими остатками растений, но в целом этот важнейший показатель запаса энергии останется значительно более низким, чем на эталонных степных участках. В данном агрофитоценозе неполностью реализуется возможность биогенной миграции элементов

внешней среды, так как здесь отсутствует оптимальный для данных условий подбор жизненных форм. Из этого следует необходимость применения соответствующих агротехнических приемов для максимального использования площади.

5. **Создание высокопродуктивных агрофитоценозов.** Одно из основных практических приложений экобиоморфологии растений заключается в рекомендациях для подбора жизненных форм при создании агрофитоценозов. Неудачи в выращивании ряда многолетних культурных травосмесей обычно связаны с недостаточным учетом жизненных форм, составляющих эти травосмеси растений (или вследствие недостаточного учета экологических условий данной территории при подборе видов с определенными биологическими особенностями). Нередко при создании агрофитоценозов (в том числе и лесокультур) не учитывается необходимость заполнения всех экологических ниш, т. е. создания оптимальной ярусности (в том числе и в подземных частях фитоценоза) в посевах и посадках, что можно достигнуть подбором различных жизненных форм.

Перечисленные проблемы не охватывают все возможные пути применения экобиоморфологии растений. Естественно, что и при использовании учения о жизненных формах в аспекте биосферы сохраняет значение проблема создания оптимальной системы жизненных форм (в качестве первого варианта автор обращает внимание на предложенную им систему жизненных форм; Зозулин, 1961); остается в силе необходимость всестороннего изучения и характеристики жизненных форм с учетом высказанных выше положений.

В заключение еще раз подчеркну, что в моей статье кратко описаны новые возможности развития учения о жизненных формах растений путем создания особой дисциплины — экобиоморфологии растений. Это ни в коей мере не устраняет необходимости продолжения исследований жизненных форм в том плане и в тех целях, которые свойственны различным дисциплинам. Этот объект исследования многообразен, и опыт изучения жизненных форм с разных позиций должен быть учтен и поновому осмыслен экобиоморфологией растений.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. (1961). Растительное сообщество в свете некоторых идей кибернетики. Бюлл. МОИП, отд. биол., 66, 3. — Александрова В.Д. (1970). О методе моделирования в фитоценологии. Бот. ж., 55, 3. — Белозерский А. Н. (1969). Нуклеиновые кислоты и их связь с эволюцией, филогенией и систематикой организмов. — Биокомплексные исследования в Казахстане. (1969). 2. Под ред. А. А. Юнатова и Е. М. Лавренко. — Благовещенский А. В. (1950). Биохимические основы эволюционного процесса у растений. — Вальтер Г. (1968, 1974). Растительность земного шара. 1, 2. — Вернадский В. И. (1960). Избр. соч., 5. — Вульф Е. В. (1944). Историческая география растений. — Высоцкий Г. Н. (1915). Ергеня. — Герцык В. В. (1968). Почвы. В кн.: Центрально-Черноземный государственный заповедник им. проф. В. В. Алехина. — Голубев В. Н. (1959). О некоторых особенностях морфогенеза жизненных форм травянистых растений лесолуговой зоны в связи с их эволюцией. Бот. ж., 44, 12. — Голубев В. Н. (1968). Об изучении жизненных форм растений для целей фитоценологии. Бот. ж., 53, 8. — Гроссгейм А. А. (1950). Теория ксероморфогенеза и некоторые вопросы истории флоры. Пробл. бот., 1. — Докучаев В. В. (1883). Русский чернозем. — Зозулин Г. М. (1959). Подземные части основных видов травянистых растений и ассоциаций плакоров Среднерусской лесостепи в связи с вопросами формирования растительного покрова. Тр. Центр.-Черноозем. гос. заповед., 5. — Зозулин Г. М. (1961). Система жизненных форм высших растений. Бот. ж., 46, 1. — Зозулин Г. М. (1968). Схема основных направлений и путей эволюции жизненных форм семенных растений. Бот. ж., 53, 2. — Зозулин Г. М. (1970). Исторические свиты растительности. Бот. ж., 55, 1. — Коровин Е. П. (1961, 1962). Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. 1, 2. — Лавренко Е. М. (1955). Об уровнях изучения органического мира в связи с познанием растительного покрова. Пробл. совр. бот., 2. — Лавренко Е. М., В. М. Свешникова. (1968). Об основных направлениях изучения экобиоморф в растительном покрове. В кн.: Основные проблемы геоботаники. — Нухимовский Е. Л. (1973). О понятии «жизненная форма». В кн.: Интродукция новых лекарственных растений. — Паттен Б. (1966). Концепция информации в экологии. В кн.: Концепция информации и биологические системы. — Работнов Т. А. (1965).

О динамичности структуры полидоминантных луговых ценозов. Бот. ж., 50, 10. — Ричардс П. (1961). Тропический дождевой лес. — Семенова-Тян-Шанская А. М. (1948). Корневые системы растений субальпийских лугов Юго-Осетии. Тр. Бин. АН СССР, сер. III, Геоботаника, 5. — Серебряков И. Г. (1955). Основные направления эволюции жизненных форм у покрытосеменных растений. Бюлл. МОИП, отд. биол., 60, 3. — Серебряков И. Г. (1962). Экологическая морфология растений. — Серебрякова Т. И. (1971). Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. — Серебрякова Т. И. (1972). Учение в жизненных формах растений на современном этапе. В кн.: Итоги науки и техники, сер. Ботаника, 1. — Сукачев В. Н. (1944). О принципах генетической классификации в биоценологии. Ж. общ. биол., 5, 4. — Сукачев В. Н., Н. В. Дылис. (1964). Основы лесной биогеоценологии. — Тихомиров Б. А. (1963). Очерки по биологии растений Арктики. — Шенников А. П. (1938). Луговая растительность СССР. Растительность СССР, 1. — Шостаковский С. А. (1937). Ксерофилия и видообразование. Сов. бот., 3. — Alston R. E., B. Turner. (1963). Biochemical Systematics — Corner E. J. H. (1962). The classification of *Moraceae*. Gard. Bull. Singapore, 19, 2. — Engler A. (1879). Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, insbesondere der Florengebiete seit der Tertiarperiode. — Florkin M. (1944). L'Evolution biochimique. — Florkin M., E. Schoffeniels. (1969). Molecular approaches to ecology. — Meusel H. (1970). Wuchsformenreichen mediterranmitteleuropäischer Angiospermen-Taxa. Feddes Repert., 81, 1—5. — Schmid E. (1956). Die Wuchsformen der Dicotyledonen. Ber. Geobot. Forschungsinst. Rübel in Zürich für 1955. — Schmid E. (1963). Die Erfassung der Vegetationseinheiten mit floristischen und epimorphologischen Analysen. Ber. Schweiz. Bot. Ges., 73. — Swain T. (ed.). (1966). Chemical Plant Taxonomy. — Warming E. (1909), Oecology of plants.

Ростовский-на-Дону
государственный университет.

Получено 24 X 1975.

SUMMARY

From the viewpoint of the conception of the biosphere the life forms of plants may be regarded as convergently arisen unions of plant organisms, constituing qualitatively special stage of the evolution of adaptations to maximal display of biogenic migration of chemical elements in the biosphere. Thus, we discuss the posibilities for uniting the ecologo-geographical, the morphologo-biocoenotic and the genetic-biochemical approaches to the studying of life forms and for the isolation of a special scientific disciplin — the ecobiomorphology of plants. The acception of such approach to the plant life forms opens new possibilities for the development of several theoretical and practical concepts (phytocoenoses, as regular unions of life forms; phytocoenoses, as specimens of nature; modelling of phytocoenoses using life forms; the problem of improving agricultural appendages; making highly productive agrophytocoenoses, etc.).

УДК 581.3 : 581.162.4 : 582.951.6

М. Д. Иоффе

ОСОБЕННОСТИ ДВОЙНОГО ОПЛОДОТВОРЕНИЯ В РОДЕ *MELAMPYRUM* L. (*SCROPHULARIACEAE*) (В СВЯЗИ С ФОРМИРОВАНИЕМ ДИПЛОИДНОГО ЭНДОСПЕРМА)

M. D. YOFFE. PECULIARITIES OF THE DOUBLE FERTILIZATION IN THE GENUS *MELAMPYRUM* L. (*SCROPHULARIACEAE*) WITH SPECIAL REFERENCE TO THE DIPLOID ENDOSPERM FORMATION

У исследованных видов *Melampyrum* L. — *M. sylvaticum* L., *M. nemorosum* L. и *M. pratense* L. — оплодотворение яйцеклетки протекает нормально по премитотическому типу; при формировании эндосперма наблюдаются отклонения, а именно: первичное его ядро образуется в результате слияния со спермием только одного из полярных ядер — микропилярного; халазальное полярное ядро в этом процессе участия не принимает. Это находится в полном соответствии с данными Грайльхубера (Greilhuber, 1973), установившего диплоидный характер эндосперма у 6 видов *Melampyrum*. В поведении халазального полярного ядра обнаружены видовые особенности. Обсуждается вопрос о возможной «компенсации» диплоидного эндосперма полиплоидизацией, происходящей в ходе дальнейшего его формирования.

Интерес к изучению процесса двойного оплодотворения, и главным образом к исследованию характера формирования первичного ядра эндосперма в роде *Melampyrum*, вызван следующим обстоятельством. Согласно данным, имеющимся о некоторых представителях этого рода, первичное ядро эндосперма образуется здесь несколько необычно, а именно за счет слияния спермия лишь с одним из полярных ядер, вследствие чего образуется диплоидный эндосперм. О таком характере образования первичного ядра эндосперма можно судить уже на основании данных Шмида (Schmid, 1906). Непосредственно процесс оплодотворения он не наблюдал, но изучение двух видов *Melampyrum* — *M. sylvaticum* и *M. pratense* — привело его к выводу, что поведение полярных ядер у разных видов марьянника может быть различным. У *M. sylvaticum* полярные ядра никогда не сливаются, следовательно, оплодотворяется только одно из них, а у *M. pratense*, по мнению Шмида, слияние полярных ядер происходит очень рано, так как к моменту оплодотворения рядом с яйцевым аппаратом он обнаруживал лишь одно ядро.

Данные Шмида, казалось бы, нашли подтверждение в работе Эрбриха (Erbrich, 1965). Он установил, что у *M. sylvaticum* ядра эндосперма не триплоидные (как можно было ожидать при наличии в зародышевом мешке двух полярных ядер), а диплоидные. И хотя Эрбрих самого процесса оплодотворения не наблюдал, но сделанное им сопоставление собственных данных с материалами Шмида подтверждало наблюдения последнего о слиянии спермия лишь с одним из полярных ядер. Эндосперм *M. pratense* Эрбрих описывает как триплоидный. В отношении этого вида, очевидно, следовало (в соответствии с данными Шмида) сделать вывод о наличии у него тройного слияния ядер, типичного при формировании первичного ядра эндосперма.

Более определенное заключение о процессе оплодотворения в роде *Melampyrum* было сделано для *M. lineare* Арекалом (Arekal, 1963). Он

показал, что первичное ядро эндосперма у этого вида образуется за счет слияния спермия только с одним из полярных ядер — крупным микропилярным ядром, а значительно меньшее халазальное ядро в слиянии со спермием участия не принимает и после оплодотворения дегенерирует.

Недавно была опубликована обстоятельная работа Грайльхубера (Greilhuber, 1973), которая разрешила некоторые имевшиеся в литературе противоречия, касающиеся характера развития зародышевого мешка в роде *Melampyrum* и дала более обстоятельные сведения о поведении полярных ядер. Автор исследовал 6 видов — *M. arvense*, *M. barbatum*, *M. cristatum*, *M. nemorosum*, *M. pratense* и *M. sylvaticum*. Сам процесс оплодотворения им не изучался, однако на основании поведения полярных ядер в зародышевом мешке и подсчета чисел хромосом в делящихся ядрах эндосперма Грайльхубер сделал вывод, что у всех изученных видов, несмотря на некоторые различия в поведении полярных ядер, халазальное полярное ядро никогда не принимает участия в образовании первичного ядра эндосперма. Во всех случаях эндосперм, естественно, имеет диплоидный характер.[1] Полученные результаты поставили под сомнение и данные Шмида о поведении полярных ядер у *M. pratense*, и данные Эрбриха о триплоидном характере эндосперма у этого вида.

Учитывая работу Грайльхубера, содержащую большой материал по развитию зародышевого мешка в роде *Melampyrum*, в том числе у видов, изучаемых нами, в настоящем исследовании было обращено особое внимание на характер самого процесса двойного оплодотворения и поведение халазального полярного ядра при формировании первичного ядра эндосперма.[2] Прослежено также развитие зародышевых мешков с целью выяснения возможных связей между типом их развития и поведением полярных ядер.

Материал и методика

Исследовались 3 вида — *Melampyrum nemorosum* L., *M. sylvaticum* L. и *M. pratense* L. Материал был собран в Ленинградской области: *M. sylvaticum* и *M. pratense* — в районе станций Рощино и Горьковское, *M. nemorosum* — в Павловске. В качестве фиксаторов использовались жидкости Навашина, Карнуа и FAA (100 см^3 70° этилового спирта, 7 см^3 ледяной уксусной кислоты, 7 см^3 формалина). Применялась обычная цитологическая методика обезвоживания и приготовления парафиновых срезов. В качестве красителей использовались гематоксилин Гейденгайна с различными подкрасками, проционовые красители по прописи В. Б. Иванова и Т. К. Литинской (1967), реактив Шиффа с подкраской лихтгрюном или чаще алциановым синим по прописи Бенеша (Beneš, 1968), а также ШИК-реакция.

Результаты исследования

Оплодотворение у *Melampyrum nemorosum*. Формирование зародышевого мешка *M. nemorosum* изучалось только Грайльхубером (1973), который отмечает, что при его развитии халазальное полярное ядро всегда остается в районе своего возникновения — в халазальном конце центральной клетки, а микропилярное ядро сохраняет свое положение в микропилярном конце, вблизи яйцеклетки. Произведенный подсчет хромосом в ядрах делящегося эндосперма показал его диплоидный характер. Исходя из этих данных автор делает естественный вывод, что у *M. nemorosum* халазальное ядро не принимает участия в формировании первичного ядра эндосперма. Как показало наше исследование, этот

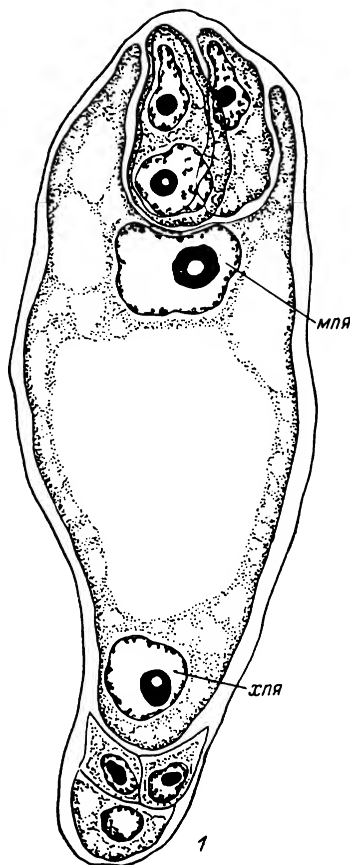
---

[1] То же относится и к седьмому виду — *M. angustifolium*, у которого развитие зародышевого мешка Грайльхубер не изучал, но обнаружил дилоидное число хромосом в ядрах эндосперма.

[2] Все авторы ограничиваются замечанием, что это ядро дегенерирует (за исключением, конечно, тех случаев, когда отмечается его участие в тройном слиянии), однако никаких подробностей этого процесса не приводят и не дают каких-либо иллюстраций, помогающих понять происходящие явления.

Рис. 1. Зародышевый мешок *Melampyrum nemorosum*, не завершивший еще формирования.

Обозначения ко всем рисункам: *вяпт* — вегетативное ядро пыльцевой трубки, *мпя* — микропилярное полярное ядро, *пяэ* — первичное ядро эндосперма, *сп* — спермий, *хпя* — халазальное полярное ядро.



вывод не подлежит сомнению, однако поведение халазального полярного ядра у изученных нами растений того же вида оказалось не таким, как его описывает Грайльхубер.

Присутствие халазального полярного ядра в халазальном районе центральной клетки обнаруживается лишь в нераскрывшемся цветке и является показателем того, что зародышевый мешок еще не созрел для процесса оплодотворения (рис. 1). Полярные ядра разделены в это время крупной центральной вакуолью, довольно большие вакуоли имеются также в микропилярном районе центральной клетки. Халазальное полярное ядро значительно меньше микропилярного, обычно имеет округлую форму. В обоих полярных ядрах, находящихся еще в разных концах центральной клетки, почти отсутствует хроматизация. Различие между ними в этом отношении выявляется при подготовке к оплодотворению, когда в халазальном полярном ядре становится заметной хроматиновая сеточка.

Яйцевой аппарат состоит из яйцеклетки и двух более или менее равновеликих синергид. У яйцеклетки ядро, как правило, крупнее, чем у синергид, и лежит в апикальной части клетки под базальной вакуолью. Ядра синергид сначала занимают центральное положение в клетках, затем они вытягиваются в сторону базального конца этих клеток. Апикальная вакуоль, характерная для синергид большинства растений, не образуется, вакуоли цитоплазмы, как правило, мелкие и распределены более или менее равномерно. В базальной части синергид в зрелом зародышевом мешке выявляется нитчатый аппарат.

В процессе созревания зародышевого мешка халазальное полярное ядро перемещается вдоль стенки центральной клетки к ее микропилярному району и занимает свое окончательное положение около микропилярного ядра, входя с ним в непосредственный контакт. Оно может лежать сбоку от микропилярного ядра или чаще под ним.

У этого растения неоднократно наблюдались различные этапы двойного оплодотворения (рис. 2 и 3). Пыльцевая трубка, излившая свое содержимое в одну из синергид, оставляет в ней вегетативное ядро, а спермии, выйдя из синергиды, одновременно вступают в контакт с женскими ядрами — ядром яйцеклетки и микропилярным полярным ядром. Оба спермия сильно хроматизированные, червеобразные. Такая же форма у значительно меньшего по размеру вегетативного ядра пыльцевой трубки, сохраняющегося некоторое время в синергиде. Ядро яйцеклетки имеет в этот момент легкую хроматиновую сеточку, примерно такая же хроматизация и у халазального полярного ядра, находящегося в контакте с микропилярным; у микропилярного полярного ядра в это время хроматизация почти отсутствует.

Оплодотворение в обоих звеньях происходит по премитотическому типу (см. Герасимова-Навашина, 1957). Погружение спермиев в женские

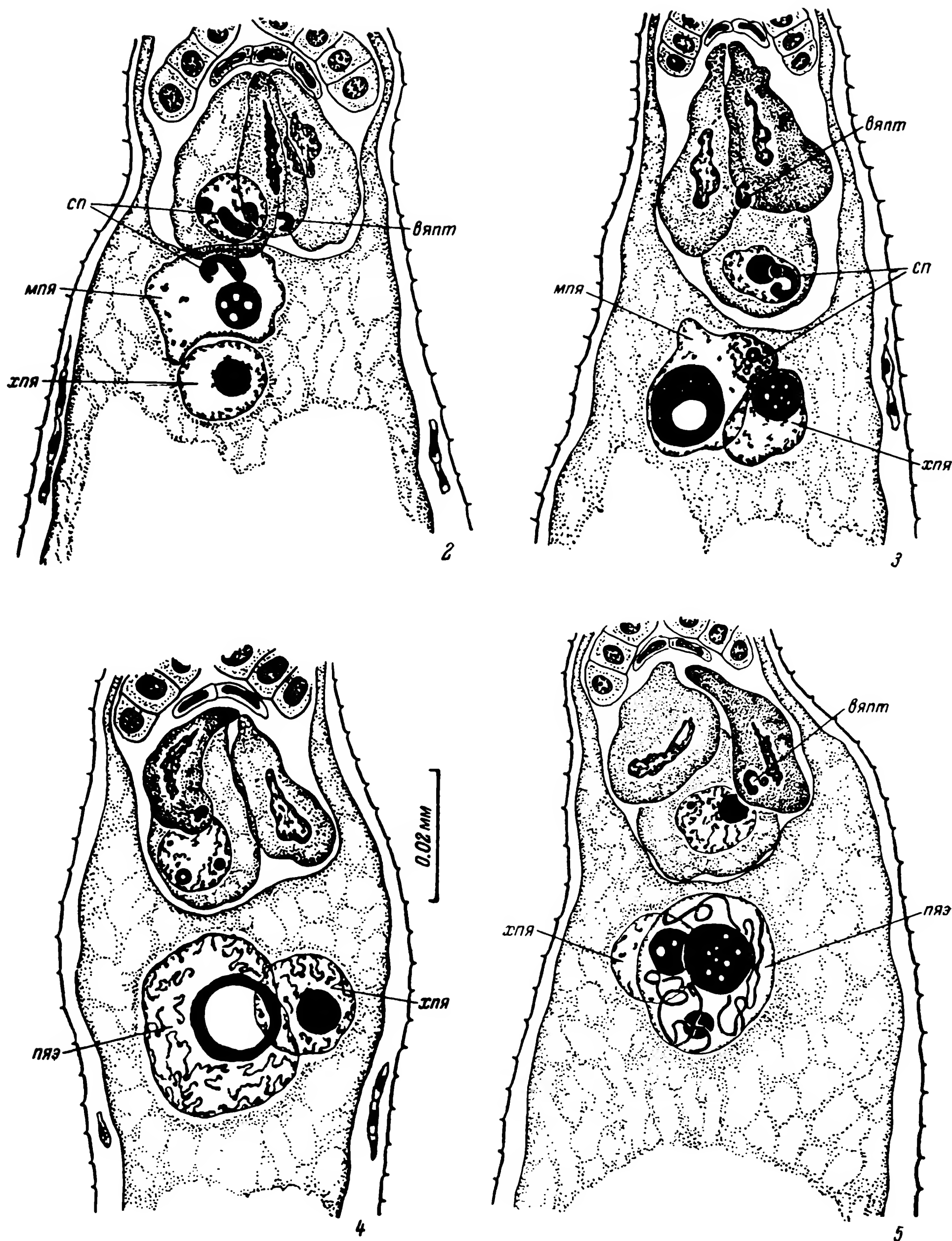
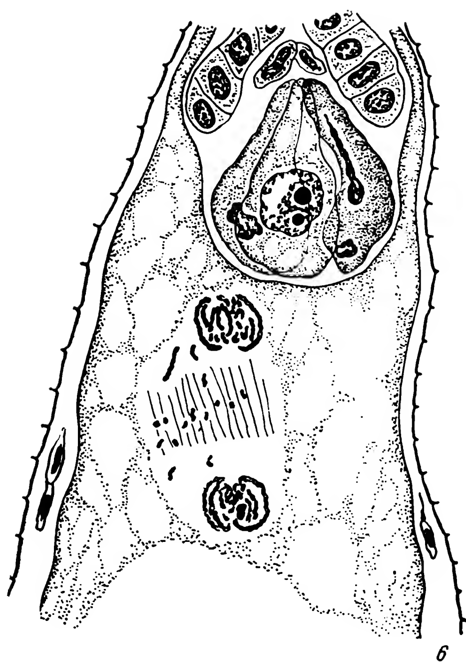
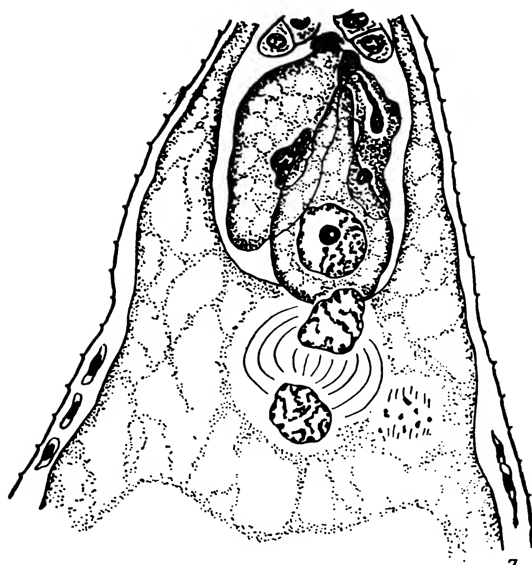
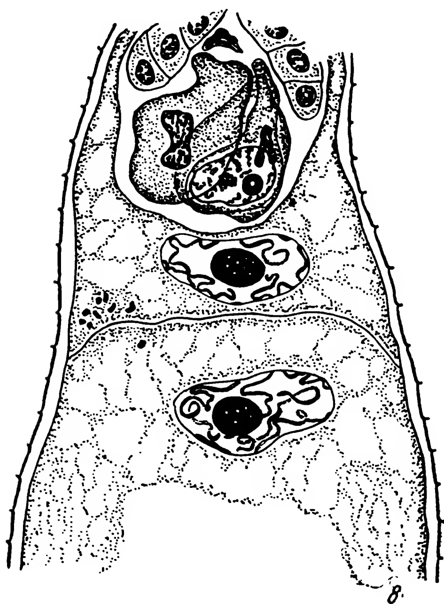


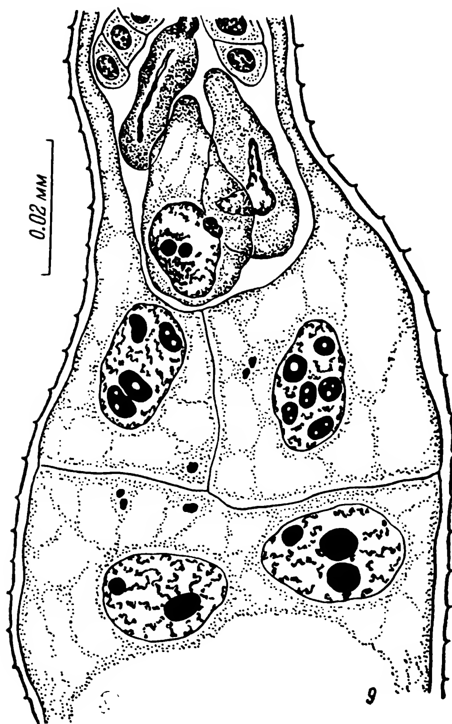
Рис. 2—9. Двойное оплодотворение и начальные фазы развития эндосперма у *Melampyrum nemorosum*. (Обозначения см. на рис. 1).

2 — один из спермиев находится на ядре яйцеклетки, второй — на микропилярном полярном ядре; *3* — погружение спермия в микропилярное полярное ядро; *4*, *5* — в ядре зиготы выделилось второе ядрышко, первичное ядро эндосперма и халазальное полярное ядро находятся в профазе; *6* — между находящимися в поздней анафазе группами хромосом — разбросанные хромосомы, принадлежащие, возможно, халазальному полярному ядру; *7* — телофаза первичного ядра эндосперма, рядом, по-видимому, аномальное деление халазального полярного ядра; *8* — две первые клетки эндосперма; *9* — две микропилярные и одна двуядерная халазальная клетки эндосперма.


6


7


8


0.02 мм
9

ядра и их деспирализация осуществляются с различной скоростью — быстрее этот процесс завершается в микропилярном полярном ядре, медленнее — в ядре яйцеклетки. Постепенно деспирализованный хроматин спермиев распределяется по значительной части каждого из женских ядер; происходит выделение второго ядрышка. Вполне четкую хроматизацию приобретает также халазальное полярное ядро, остающееся в ходе оплодотворения в контакте с микропилярным полярным ядром.

Интерфазу оплодотворенного микропилярного полярного ядра, которое теперь уже является первичным ядром эндосперма, наблюдать не удалось; очевидно, эта фаза очень короткая, что характерно для инициального ядра эндосперма. Отмечено профатическое состояние ядра; интересно, что к митозу приступает не только оплодотворенное микропилярное полярное ядро, но и контактирующее с ним халазальное полярное (рис. 4 и 5); оба ядра вступают в профазу одновременно. Различие между ними и в этот момент заключается в их разных размерах, а также в том, что при индивидуализации хромосом в поздней профазе в первичном ядре эндосперма они крупнее, чем в халазальном полярном ядре.

При переходе в анафазу и телофазу (метафаза не наблюдалась) халазальное полярное ядро уже не обнаруживается. На основании некоторых картин можно допустить, что начавшееся деление его до конца не доходит и оно полностью или частично элиминируется. Иногда рядом с основной фигурой деления оплодотворенного микропилярного ядра наблюдаются отдельные разбросанные хромосомы, которые, возможно, принадлежат делящемуся халазальному полярному ядру (рис. 6). В некоторых случаях рядом с анафазными или телофазными фигурами деления оплодотворенного микропилярного ядра можно видеть мелкие хроматиновые тельца и подобие второго фрагмопласта (рис. 7), которые, по нашему предположению, принадлежат халазальному полярному ядру. Полная элиминация структурных элементов халазального полярного ядра происходит не сразу. Они обнаруживаются еще в первых клетках эндосперма в виде микроядер или небольших хроматиновых телец (рис. 8 и 9).

Как уже отмечалось, контакт спермиев с ядром яйцеклетки и с микропилярным полярным ядром происходит почти одновременно. Однако образовавшееся первичное ядро эндосперма приступает к делению значительно раньше зиготы. Уже первое деление его сопровождается образованием клеточной перегородки, которая разделяет центральную клетку на две неравные клетки — меньшую микропилярную и бо́льшую халазальную. Последняя делится только один раз без цитокинеза и в процессе развития становится двуядерным гаусторием (рис. 8 и 9). Микропилярная клетка после ряда делений дает начало собственно эндосперму и двуклеточному микропилярному гаусторию.[3] Зигота имеет довольно продолжительный период относительного покоя и делится лишь тогда, когда эндосперм уже представляет собой многоклеточную ткань.

Оплодотворение у *Melampyrum sylvaticum*. Оплодотворение и поведение халазального полярного ядра у *M. sylvaticum* очень сходны с этими процессами у *M. nemorosum*. Еще до раскрывания цветка халазальное полярное ядро мигрирует в верхнюю часть центральной клетки и вступает в контакт с микропилярным полярным ядром (рис. 10). В этом положении оба ядра находятся и во время оплодотворения. Как и у *M. nemorosum*, они различаются по размерам — микропилярное полярное значительно крупнее халазального. После погружения спермия в микропилярное полярное ядро последнее вступает в профазу; одновременно начинается профаза у контактирующего с ним халазального ядра (рис. 11). Однако нормально заканчивается митоз только одного ядра — оплодотворенного (которое и у этого растения следует рассматривать как пер-

[3] Дальнейшая дифференциация эндосперма и эндоспермальных гаусториев у *M. nemorosum* и некоторых других видов *Melampyrum* описана в ряде работ (Arekal, 1963; Tiagi, 1965; Erbrich, 1965).

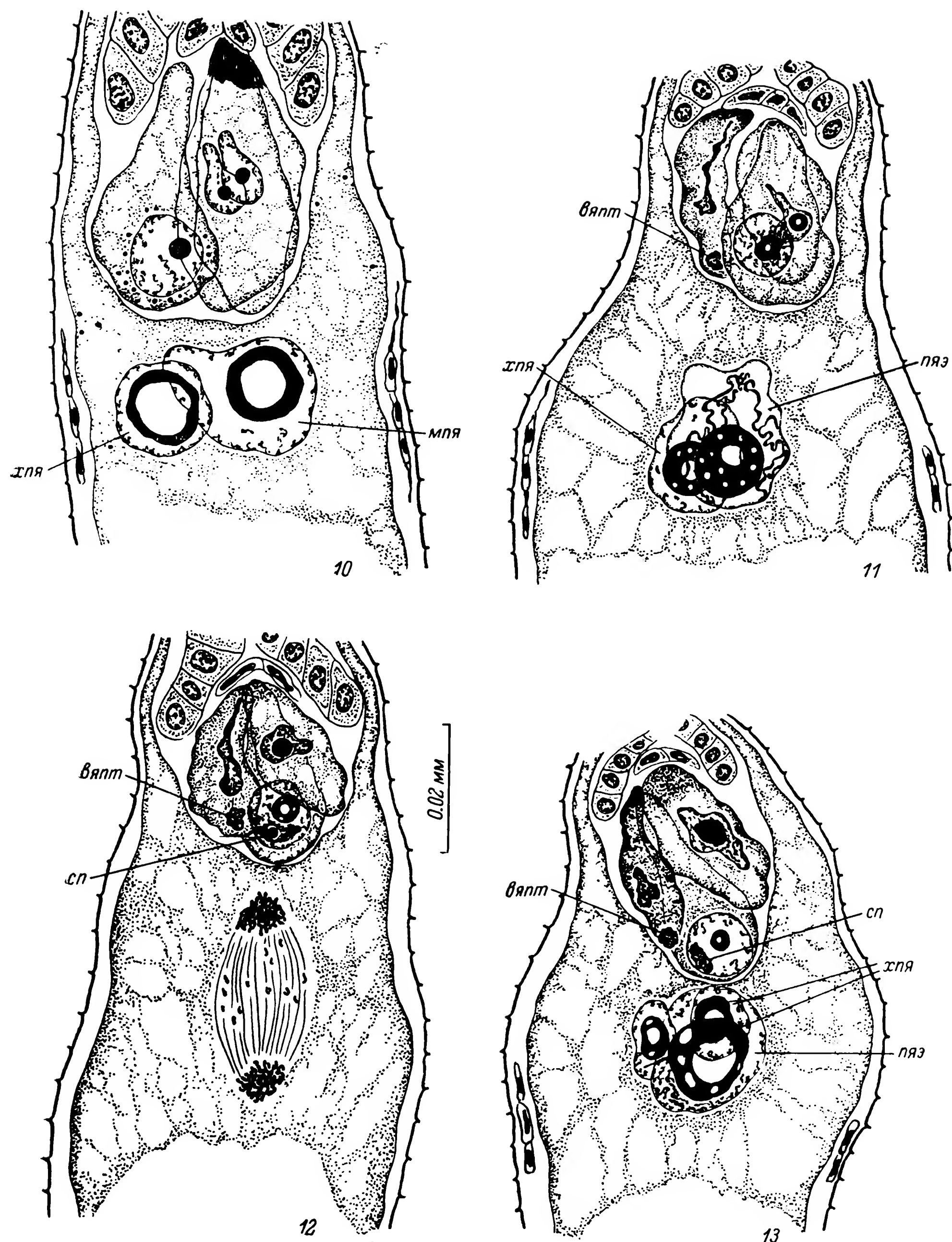
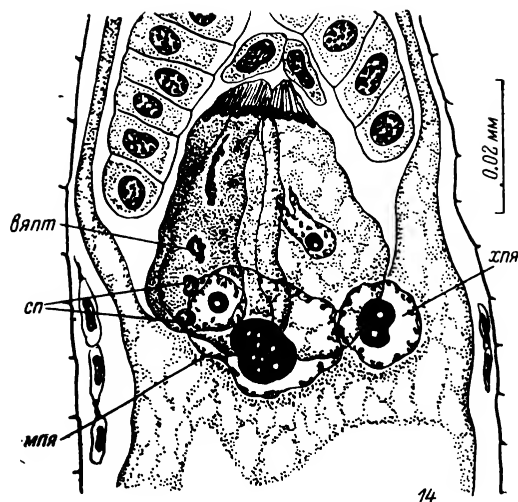


Рис. 10—13. Оплодотворение и деление первичного ядра эндосперма у *Melampyrum sylvaticum*. (Обозначения см. на рис. 1).

10 — микропилярная часть зародышевого мешка перед оплодотворением, полярные ядра в контакте крахмал в цитоплазме яйцеклетки и центральной клетки; *11* — погружение спермия в ядро яйцеклетки, профаза первичного ядра эндосперма и халазального полярного ядра; *12* — спермий в яйцеклетке еще не полностью деспирализовался; первичное ядро эндосперма в анафазе; разбросанные по веретену хромосомы, очевидно, принадлежат халазальному полярному ядру; *13* — спермий в ядре яйцеклетки; в центральной клетке профаза первичного ядра эндосперма и двух халазальных полярных ядер (все 3 ядра в контакте).



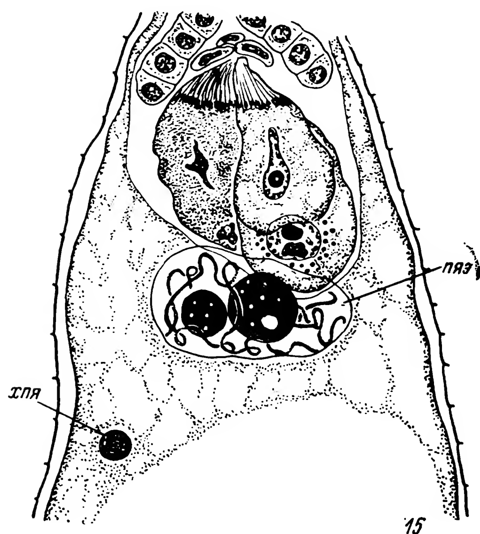
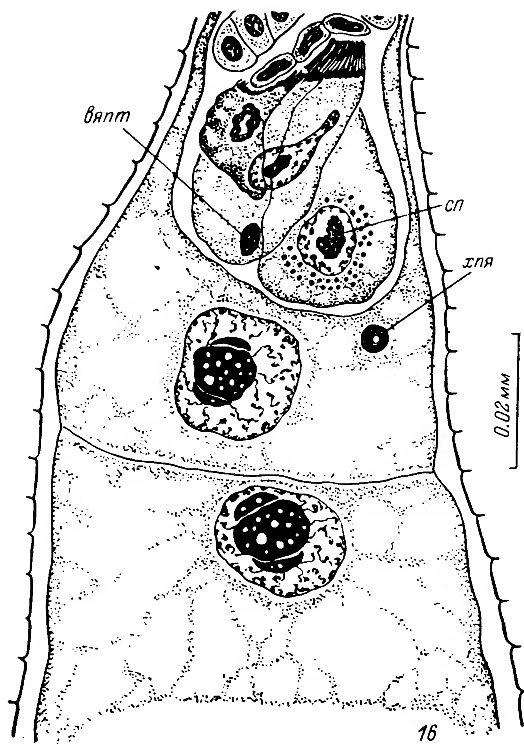


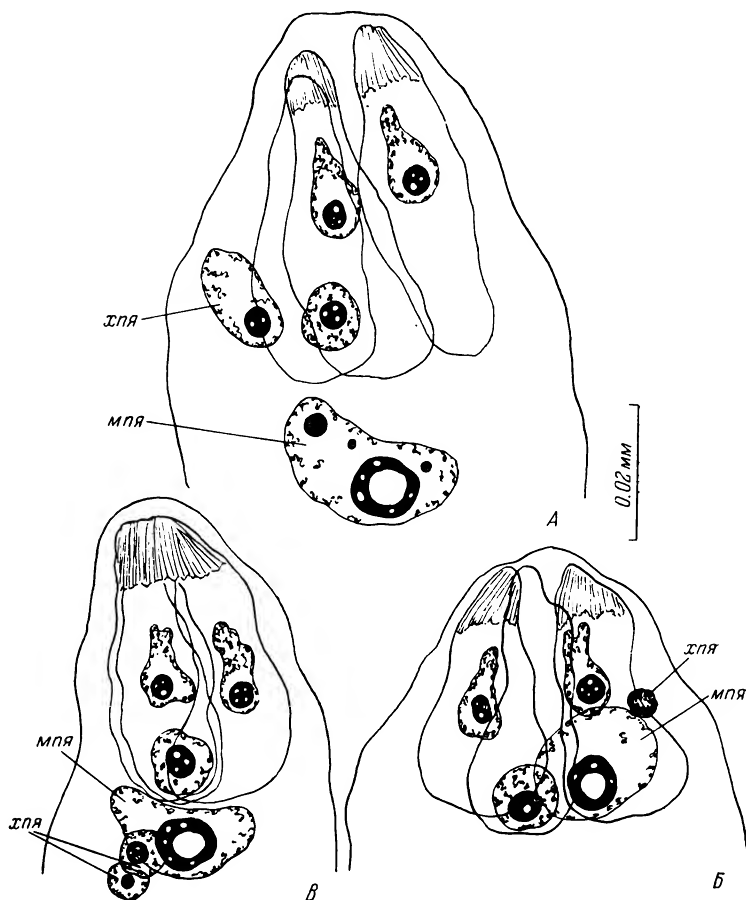
Рис. 14—17. Оплодотворение и первые фазы развития эндосперма у *Melampyrum pratense*. (Обозначения см. на рис. 1).

14 — микропилярная часть зародышевого мешка, спермии не вышли еще из синергиды; *15* — в ядре яйцеклетки разрыхленный спермий, первичное ядро эндосперма в профазе, пикнотическое халазальное полярное ядро;

вичное ядро эндосперма), а второе — халазальное — элиминируется. Как и у *M. nemorosum*, иногда рядом с телофатической фигурой деления первичного ядра эндосперма можно заметить значительно меньшую фигуру, представляющую, очевидно, аномальную фигуру деления халазального полярного ядра. Иногда между разошедшимися анафазными группами хромосом делящегося первичного ядра эндосперма обнаруживаются хромосомы, по-видимому, принадлежащие халазальному полярному ядру (рис. 12), которые элиминируются лишь в процессе развития эндосперма.

Оплодотворение у *Melampyrum pratense*. Зародышевый мешок *M. pratense* значительно расширен в средней части и имеет небольшой халазальный вырост, в котором первоначально находится халазальное полярное ядро. При созревании зародышевого мешка оно покидает этот район и находится или в непосредственном контакте с микропилярным полярным ядром (рис. 14) или чаще на незначительном расстоянии от





16 — две первые клетки эндосперма: в микропилярной — пикнотическое халазальное полярное ядро; *17* — микропилярная часть трех неоплодотворенных семяпочек из одной завязи (схема); *А* — халазальное полярное ядро, как и микропилярное, имеет нормальную интерфазную структуру; *Б* — пикнотическое халазальное полярное ядро; *В* — микропилярное полярное ядро в контакте с двумя халазальными ядрами.

него. Микропилярное полярное ядро прилегает к яйцеклетке; оно крупное и значительно превышает по размерам халазальное полярное ядро. Так же, как и у двух других исследованных нами видов, один из спермиев, внесенных пыльцевой трубкой, объединяется с ядром яйцеклетки; другой, входящий в центральную клетку, — только с микропилярным полярным ядром, образуя первичное ядро эндосперма.

Поведение халазального полярного ядра *M. pratense* сильно варьирует, но во всех случаях оно отличается от того, что наблюдается у двух других видов. Иногда к моменту оплодотворения халазальное полярное ядро еще имеет нормальную структуру и, отличаясь от микропилярного по размеру, довольно сходно с ним по характеру хроматизации (рис. 14 и 17, *А*). В таком интерфазном состоянии можно наблюдать его и во время слияния спермия с микропилярным полярным ядром. Однако позже оно значительно уменьшается в объеме, приобретая характер пикнотического. В большинстве же случаев халазальное полярное ядро имеет пикнотический характер уже в зрелом зародышевом мешке еще до вхождения в него спермиев (рис. 17, *Б*); [4] в таком состоянии оно, очевидно, может находиться довольно долго, так как обнаруживается часто и во время деления первичного ядра эндосперма и даже позже в одной из первых клеток формирующегося эндосперма (рис. 15 и 16).

Полученные эмбриологические данные для трех видов марьянника полностью подтверждают заключение Грайльхубера о диплоидном эндосперме у этих видов. Если принять во внимание его кариологические исследования 7 видов этого рода, а также данные Арекала по *M. lineare* и Шпеты о *M. bihariense* (цит. по: Greilhuber, 1973), то можно считать доказанным для 9 видов *Melampyrum* формирование диплоидного эндосперма, образующегося, по-видимому, во всех случаях при слиянии спермия только с микропилярным полярным ядром. Является ли такой характер эндосперма общим для всех видов рода *Melampyrum*, пока сказать нельзя, но возможность этого, конечно, не исключена.

Развитие зародышевого мешка в роде *Melampyrum*. Особое состояние халазального полярного ядра у исследованных видов марьянника, определяющее его поведение при формировании первичного ядра эндосперма, наблюдается и у некоторых других растений, в частности в подсем. *Lilioideae*. И. Д. Романов (1944, 1957, 1965) изучил многих представителей этого подсемейства. Он обнаружил у них диплоидный эндосперм, который возникает вследствие того, что при наличии в зародышевом мешке двух полярных ядер спермий оплодотворяет только микропилярное полярное ядро, а халазальное в формировании первичного ядра эндосперма участия не принимает. Романов показал, что такое поведение халазального полярного ядра связано с условиями формирования ядер в тетраспорическом зародышевом мешке, развивающемся по Fritillaria-типу или реже по Drusa-типу. Наблюдающаяся в этих случаях у разных растений депрессия халазального конца зародышевого мешка обусловливает разную степень депрессии образующегося халазального полярного ядра, которое соответственно различно ведет себя в процессе формирования первичного ядра эндосперма. Оно может быть полноценным участником тройного слияния, приводя к образованию пентаплоидного эндосперма, что и имеет место в родах *Lilium*, *Fritillaria* и *Gagea* (Романов, 1944, 1961), а может, как в роде *Tulipa*, вовсе не принимать в нем участия (см. также Печеницын, 1965, 1972). В последнем случае поведение его у разных видов также бывает различным. При наименьшей степени депрессии халазальное полярное ядро подымается в верхнюю часть зародышевого мешка, контактирует с микропилярным

---

[4] Наиболее часто халазальное полярное ядро еще до оплодотворения становится очень маленьким и не всегда различимым, к тому же оно может находиться на некотором расстоянии от микропилярного полярного ядра. Очевидно поэтому Шмид (1906) «просмотрел» его и, обнаружив в зародышевом мешке *M. pratense* только одно ядро, сделал вывод, что оно является продуктом слияния двух полярных ядер, которое происходит до оплодотворения.

полярным ядром, но в оплодотворении участия не принимает и подвергается пикнозу. Это наблюдается у *Tulipa anadroma*, *T. affinis*, *T. butkovii* и *T. vvedenskyi* (Печеницын, 1972); при большей депрессии, которая имеется у *T. greigii*, *T. kaufmanniana* (Романов, 1944) и *T. tschimganica* (Печеницын, 1972), халазальное полярное ядро лишь незначительно подымается вверх и, следовательно, даже не вступает в контакт с микропилярным полярным ядром и спермием. Наконец, у *T. maximowiczii* (Романов, 1944) халазальное полярное ядро вообще не образуется.

Сходная ситуация наблюдается и у ряда видов марьянника; при этом совершенно ясно, что и у них особое состояние халазального полярного ядра (вследствие чего оно не способно участвовать в процессе оплодотворения) также обусловлено характером развития тетраспорического зародышевого мешка. Формирование его у *M. lineare* было обстоятельно изучено Арекалом (1963), а затем у *M. arvense*, *M. barbatum*, *M. cristatum*, *M. nemorosum*, *M. pratense*, *M. sylvaticum* — Грайльхубером (1973), который успешно использовал для этой цели метод извлечения зародышевых мешков. Оба исследователя показали, что данные Шмида (1906) о наличии моноспорического зародышевого мешка у *M. sylvaticum* являются ошибочными и что у всех исследованных ими видов этого рода, в том числе и у *M. sylvaticum*, зародышевый мешок является тетраспорическим. В отношении же поведения халазальных ядер данные этих авторов несколько расходятся. Арекал описывает развитие зародышевого мешка у *M. lineare* следующим образом: сформировавшиеся после мейоза исходные ядра зародышевого мешка располагаются по схеме 1+3 и разделяются центральной вакуолью. В дальнейшем микропилярное ядро претерпевает два митоза, в результате которых формируются яйцеклетка, две синергиды и микропилярное полярное ядро, а три халазальные ядра больше не делятся. Они ведут себя по-разному, так что иногда в зародышевом мешке остается лишь одно ядро, которое автор рассматривает как халазальное полярное, иногда обнаруживаются остатки и других ядер. Арекал считает такой тип развития зародышевого мешка видоизмененым Drusa-типом.

По Грайльхуберу, исследовавшему 6 видов марьянника, исходные ядра зародышевого мешка также занимают положение 1+3, но халазальные ядра сохраняют способность к делению, которое может, однако, протекать с некоторыми нарушениями. Формируется тетраспорический зародышевый мешок, который автор также считает модифицированным Drusa-типом. В результате аномальных митозов при делении халазальных ядер, а иногда еще раньше, в конце второго мейоза, халазальное полярное ядро может оказаться в различной степени полиплоидным.

Мы проследили также развитие тетраспорического зародышевого мешка и убедились в том, что обусловливающий его формирование мейоз протекает нормально и приводит к характерному расположению ядер 1+3; также закономерно в результате двух делений верхнего из этих ядер образуется микропилярная четверка ядер. Что же касается трех образовавшихся в ходе мейоза халазальных ядер, то постоянство в их поведении обнаружить не удалось. Имеющийся материал позволяет предположить, что в халазальном районе могут происходить митозы, ведущие к некоторому увеличению числа ядер, и, наоборот, такие процессы, как слияние ядер или их элиминация, вызывающие уменьшение числа ядер.

В зрелом зародышевом мешке, готовом к оплодотворению, наиболее частым вариантом организации халазального района является сочетание халазального полярного ядра с 2—3 клетками антипод. Иногда клетки антипод не обнаруживаются, а имеются только 2—3 ядра, находящиеся в общей цитоплазме халазального района. Учитывая различные варианты поведения халазальных ядер, нельзя с уверенностью утверждать, какую генерацию представляет халазальное полярное ядро в каждом данном варианте. По-видимому, чаще всего оно является или одним из ядер, образовавшихся в результате мейоза, или его дочерним ядром.

Неоднократно наблюдались случаи. когда в роли халазального полярного ядра оказывалось не одно, а два из халазальной группы ядер. Такие картины встречались и до оплодотворения, когда микропилярное полярное ядро находилось в контакте с двумя халазальными ядрами (рис. 17, *В*), и после оплодотворения, когда в микропилярном районе зародышевого мешка обнаруживалась группа из трех находящихся в профазе ядер (из них одно было оплодотворенным микропилярным полярным ядром, в котором еще заметна локализация спермия, а два, очевидно, являлись халазальными ядрами — рис. 13).

Таким образом, дифференциация халазального района зародышевого мешка *Melampyrum* не строго упорядочена. Однако, несмотря на разное число образующихся здесь ядер и на их различное состояние (от нормального до почти полной дегенерации), во всех случаях верхнее ядро (а иногда и два верхних) имеет внешне нормальную структуру и может идентифицироваться как халазальное полярное ядро. Сначала оно обнаруживается в месте своего возникновения, т. е. в халазальном районе, а затем, при созревании зародышевого мешка и подготовке его к оплодотворению, — в микропилярном районе около микропилярного полярного ядра. Нормальная структура халазального полярного ядра у исследованных нами видов является отражением того градиента депрессии, который существует в пределах халазального конца некоторых типов зародышевого мешка. Этот градиент проявляется в усилении признаков депрессии ядер в направлении сверху вниз (Романов, 1965), поэтому наименее депрессивным оказывается верхнее из халазальной группы ядер. Сравнение поведения халазального полярного ядра у исследованных трех видов приводит к заключению, что у *M. pratense* оно является наиболее депрессивным, хотя вначале морфологически это не выражено. В отличие от двух других видов, у которых халазальное ядро способно приступать к делению одновременно с оплодотворенным микропилярным, у *M. pratense* это никогда не наблюдается. Иногда оно контактирует с микропилярным полярным ядром, и только после того, как последнее оплодотворяется, становится пикнотическим, но значительно чаще пикноз происходит гораздо раньше, в еще нераскрывшемся цветке. Но и у этого вида депрессия халазального полярного ядра проявляется не сразу после его возникновения, а лишь тогда, когда оно перемещается в верхнюю часть зародышевого мешка, располагаясь вблизи микропилярного полярного ядра.

Таким образом, развитие зародышевого мешка в роде *Melampyrum*, как и в роде *Tulipa*, характеризуется депрессией его халазального района, которая и здесь имеет видовую специфичность. Однако у всех исследованных видов эта депрессия приводит к тому, что халазальное полярное ядро не входит в состав первичного ядра эндосперма; в результате это последнее оказывается диплоидным.

Обсуждение

Диплоидный эндосперм у покрытосеменных растений — явление довольно редкое, и в основе его могут лежать различные причины. Согласно литературным данным, одной из причин является развитие эндосперма из неоплодотворенной центральной клетки, т. е. без участия спермия. Однако такой характер диплоидного эндосперма, сформированного лишь на материнской основе, обнаруживается главным образом либо у растений, которым свойствен апомиксис, когда зародыш также возникает без участия мужской гаметы, либо при некоторых отдаленных скрещиваниях. Сведения о таком типе образования эндосперма у амфимиктов немногочисленны и требуют критического рассмотрения.

Наиболее интересны в этом отношении работы Трела, в которых автор сообщает, что у *Anemone nemorosa* (Trela, 1963а, б) и *A. ranunculoides* (Trela-Sawicka, 1974) эндосперм развивается автономно, т. е. без оплодотворения. Не приходится сомневаться в том, что у исследованных ею растений, собранных в различных районах Польши, эндосперм может

начинать развитие без участия спермия, поскольку Трела, производила подсчет чисел хромосом в ядрах и убедилась в их диплоидном характере. Однако из ее же данных следует, что такой эндосперм развивается ненормально. Он очень рано прекращает свое развитие (образуются максимум 64 ядра), останавливается также развитие зародыша, а семена оказываются невсхожими. Совершенно очевидно, что популяции, с которыми имел дело автор, перешли в основном к вегетативному способу размножения при помощи корневищ.[5] В популяциях этих видов, собранных в окрестностях Ленинграда и образующих нормально прорастающие семена, обнаружено полноценное развитие как зародыша, так и эндосперма на основе нормального двойного оплодотворения (Иоффе, 1968, 1971а; Yoffe, 1969). Появившиеся в литературе данные Брулана о развитии эндосперма у *A. nemorosa* без участия спермия (Brouland, 1968, 1969) были в дальнейшем, очевидно, им же самим пересмотрены, так как в его последней работе (Brouland, 1971) он описывает нормальное двойное оплодотворение у этого растения.

Таким образом, можно с уверенностью сказать, что оплодотворение ядра центральной клетки зародышевого мешка спермием является столь же необходимой предпосылкой для развития эндосперма, как и оплодотворение ядра яйцеклетки спермием для развития зародыша. Именно объединение спермия с ядром центральной клетки обеспечивает полноценное формирование эндоспермальной ткани, а также ее гибридность, имеющую, как известно, важное значение для ее функционирования и формирования семени.

Следовательно, наблюдаемый у некоторых растений диплоидный характер эндосперма, как правило, обусловлен тем, что в слиянии со спермием участвуют не два полярных ядра (или образовавшееся после их объединения диплоидное ядро центральной клетки), а только одно полярное ядро. В одних случаях это является следствием типа развития зародышевого мешка, его конструкции; если в зрелом однополюсном зародышевом мешке имеется лишь одно полярное ядро, оно оплодотворяется спермием и дает начало диплоидному эндосперму (Oenothera-тип, Tulipa-eriostemones-тип). В других случаях (виды *Tulipa*, *Melampyrum* и некоторых других родов) тот же эффект достигается благодаря тому, что из имеющихся в зародышевом мешке двух полярных ядер одно из них — халазальное — не способно к нормальному функционированию; в силу этого спермий оплодотворяет только микропилярное полярное ядро и образующееся первичное ядро эндосперма оказывается диплоидным. Во всех этих немногочисленных случаях формирующийся эндосперм не имеет типичного для покрытосеменных растений полиплоидного характера. Между тем увеличенное число наборов хромосом в его ткани (по сравнению с тканями зародыша) считается необходимой предпосылкой для выполнения эндоспермом его трофической функции. Если это так, возникает следующий вопрос: как согласовать с возможностью выполнения этой функции наличие диплоидного эндосперма у ряда видов *Tulipa*, *Melampyrum*, а также в тех случаях, когда диплоидность первичного ядра эндосперма обусловливается типом развития зародышевого мешка? Мы полагаем, что эти немногочисленные у покрытосеменных случаи образования в начале диплоидного эндосперма не могут служить аргументом против представления о преимуществе, которым обладает полиплоидный эндосперм подавляющего числа покрытосеменных растений. И не только потому, что это редкие случаи. Дело в том, что первоначальный характер плоидности эндосперма (зависящий от типа развития заро-

---

[5] В своей последней работе Трела-Савицка (Trela-Sawicka, 1974) высказывает предположение, что стерильность семян *Anemone ranunculoides* может быть следствием внутриклоновой несовместимости, обусловленной действием стерильных аллелей. Результаты проведенных ею экспериментов с межклоновыми скрещиваниями в какой-то мере подтвердили это предположение, так как некоторые комбинации скрещиваний оказались успешными; были получены зрелые семена с нормально развитым эндоспермом. Можно думать, что в этих случаях и формирование первичного ядра эндосперма происходило типичным способом, т. е. с участием мужской гаметы.

дышевого мешка и от тех отклонений, которые имеют место, например, у *Tulipa* и *Melampyrum*) не сохраняется в процессе дальнейшего развития этой ткани. Уже Бускальони (Buscalioni, 1898) описал у *Vicia faba* огромное разнообразие форм и размеров ядер эндосперма в различных его районах — явление, несомненно, связанное с изменением их плоидности. В последующие 30 лет накопилось столько материала об увеличении плоидности отдельных ядер и клеток эндосперма у разных растений, что Шнарф (Schnarf, 1927/29) предложил в своей монографии классификацию механизмов, обусловливающих этот процесс; наконец, последний период, началом которого можно считать сороковые годы (появление работ в этой области Гайтлера и его школы), дал огромный материал, который показал, что в процессе развития эндосперма независимо от его первоначальной плоидности очень широко распространена полиплоидизация, достигающая иногда огромных размеров (Иоффе, 1971б). И хотя полиплоидизация, как теперь известно (D'Amato, 1952, 1964; Geitler, 1953; Захарьева, 1962), свойственна всем растительным тканям (от меристем до высокодифференцированных), степень ее находится в прямой зависимости от степени дифференциации и физиологической активности той или иной ткани. Наибольшая полиплоидизация обнаруживается, как правило, в клетках таких специализированных структур, как антиподы, подвесок зародыша, эндосперм и особенно эндоспермальные гаустории. В ядре халазального гаустория *Arum maculatum* Эрбрих (1965) обнаружил максимальную полиплоидию: его плоидность равняется 24 576 n.

Таким образом, если иметь в виду эти данные (число которых с каждым годом увеличивается), можно, по-видимому, ответить и на поставленный выше вопрос о несоответствии между диплоидным эндоспермом у видов *Melampyrum* и выполняемой им функцией. В данном случае это «противоречие» снимается результатами кариологических исследований Эрбриха. Среди многих изученных им растений были и те 3 вида *Melampyrum*, которым посвящена настоящая работа. Эрбриху удалось определить диплоидный характер делящихся исходных ядер эндосперма *M. sylvaticum* и показать, что в процессе дальнейшего развития в результате эндомитозов некоторые ядра собственно эндосперма достигают плоидности 16 n, а ядра халазального гаустория — 256 или 512 n. Очевидно, надо внести поправку в его вывод, касающийся двух других видов *Melampyrum*. Эрбрих не определял у них первоначальной плоидности эндосперма и исходил из своего предположения о его триплоидном характере. Между тем, как стало известно из работы Грайльхубера и подтверждено нашим исследованием, эндосперм *M. nemorosum* и *M. pratense* также является диплоидным; это надо иметь в виду при установлении его последующей полиплоидизации методом определения соотношения объемов ядер (Tschermak-Woess, Hasitschka-Jenschke, 1953), которым пользовался Эрбрих. Он оценивает плоидность ядер халазального гаустория *M. pratense* до 3072 n, однако если пересчитать их объемы, исходя из первоначально диплоидного уровня, это число может оказаться несколько меньшим.

Учитывая все данные о широком распространении полиплоидизации эндосперма, можно придти к выводу, что этот процесс, очевидно, очень важный для функционирования эндосперма, приобретает еще большее значение для тех растений, у которых инициальное ядро эндосперма диплоидное. У них, в частности у марьянника, полиплоидизацию эндосперма можно рассматривать в качестве механизма, при помощи которого компенсируется его первоначальная «неполноценность».

Полиплоидность эндосперма покрытосеменных растений, возникающая уже при самом его формировании благодаря слиянию спермия с двумя полярными ядрами, рассматривается в эмбриологической литературе еще в одном аспекте, а именно при обсуждении причин более быстрого деления первичного ядра эндосперма по сравнению с зиготой. Н. В. Цингер (1958) полагает, что одной из причин ускоренного развития эндосперма и является объединение более чем двух ядер при его образовании. Г. Е. Гва-

ладзе (1967, 1973) провела сравнительное изучение для выяснения причин более быстрого деления инициального ядра эндосперма (и последующего его развития) по сравнению с зиготой. В результате этого исследования она пришла к мысли, что такой причиной может быть разнокачественность полярных ядер, обусловленная их дифференциацией в различных районах зародышевого мешка, разобщенных, как правило, центральной вакуолью.

По-видимому, приведенные мнения имеют основания, но нельзя считать их универсальными. Исследование двойного оплодотворения у трех видов марьянника и сопоставление темпов развития их зиготы и первичного ядра эндосперма показали следующее. Несмотря на то что у этих растений халазальное полярное ядро не принимает участия в формировании эндосперма и первоначально он имеет диплоидный характер, его первое деление и последующее развитие намного опережают развитие зиготы. По нашим данным, у этих видов зигота приступает к делению только после того, как в эндосперме имеется уже более 50 клеток, причем ядра некоторых из них (по крайней мере ядра халазального гаустория) к этому времени уже приобретают полиплоидный характер.

Приведенный материал по двойному оплодотворению у *Melampyrum*, естественно, не опровергает сложившихся представлений о значении тройного слияния, а следовательно, и о роли халазального полярного ядра в формировании эндосперма. Однако его обсуждение, как нам кажется, дает основание для вывода, что в системе семяпочки имеются компенсационные механизмы (в данном случае процесс полиплоидизации), которые при отсутствии халазального ядра или его инактивации могут обеспечить нормальное формирование и функционирование эндосперма и семени в целом.

Приношу глубокую благодарность Н. А. Жинкиной за помощь при проведении этой работы.

ЛИТЕРАТУРА

Гваладзе Г. Е. (1967). К изучению полярных ядер покрытосеменных. Сообщ. АН Груз. ССР, 48, 3. — Гваладзе Г. Е. (1973). Сравнительно-эмбриологическое исследование зародышевых мешков типов Polygonum, Oenothera, Allium, Fritillaria у некоторых растений. Автореф. докт. дисс. Тбилиси. — Герасимова-Навашина Е. Н. (1957). Оплодотворение как онтогенетический процесс. Бот. ж., 42, 11. — Захарьева О. И. (1962). Полиплоидия в онтогенезе у растений. Тр. Совещ. по полипл. у раст. М. — Иванов В. Б., Т. К. Литинская. (1967). Одновременная окраска белков и углеводов прочионовыми красителями. Цитология, 9,9. — Иоффе М. Д. (1968). Процесс оплодотворения у *Anemone nemorosa* L. и *A. ranunculoides* L. Бот. ж., 53, 7. — (Иоффе М. Д) Yoffe M. D. (1969). Fertilization and formation of the primary endosperm nucleus in *Anemone nemorosa* L. Rev. Cytol. et Biol. vég. 32. — Иоффе М. Д. (1971а). Развитие эндосперма и зародыша у *Anemone nemorosa* L. Бот. ж., 56, 11. — Иоффе М. Д. (1971б). Полиплоидия в эндосперме цветковых растений. В кн.: Проблемы эмбриологии. Киев. — Печеницын В. П. (1965). К эмбриологии тюльпана Введенского. Узб. биол. ж., 2. — Печеницын В. П. (1972). Двойное оплодотворение у видов *Tulipa* с Fritillaria-типом зародышевого мешка. Бот. ж., 57, 5. — Романов И. Д. (1944). Эволюция зародышевого мешка цветковых растений. Докт. дисс. Ташкент. — Романов И. Д. (1957). Зародышевый мешок в роде *Tulipa*. ДАН СССР, 115, 5. — Романов И. Д. (1961). Происхождение особой структуры ядер эндосперма у *Gagea*. ДАН СССР, 141, 4. — Романов И. Д. (1965). Аномальные митозы и цитоплазматический градиент в зародышевых мешках некоторых цветковых растений. II. Виды *Tulipa*. Цитология, 7, 1. — Цингер Н. В. (1958). Семя, его развитие и физиологические свойства. — Arekal G. D. (1963). Embryological studies in canadian representatives of the tribe *Rhinantheae*, *Scrophulariaceae*. Canad. J. Bot., 41, 2. — Beneš. K. (1968). On the stainability of plant cell walls with alcian blue. Biol. plantarum, 10, 5. — Brouland M. (1968). A propos de la formation de l'albumen a partir du noyau secondaire non feconde cher l'*Anemone nemorosa* L. Ann. Univ. et ARERS, 5, 4. — Brouland M. (1969). Recherches cytologique sur la fécondation chez quelques Renonculacées: *Caltha palustris* L., *Anemone nemorosa* L., *Ranunculus acris* L., *Helleborus foetidus* L. Rev. Cytol. et Biol., vég., 32, 3—4.— Brouland M. (1971). Phénomènes de fécondation chez *Anemone nemorosa* L. et chez *Helleborus foetidus* L. Bull. trim. Assoc. prof. biol. et geol., 58, 203. — Buscalioni L. (1898). Osservasione et ricerche sulla cellula vegetable. Ann. Inst. bot. Roma, 7. — D'Amato F. (1952). Polyploidy in the differentiation and function of tissues and cells in plants. A critical examination of the literature. Caryoligia, 4. — D'Amato F. (1964). Endopolyploidy as a factor in plant

tissue development. Caryologia, 17. — E r b r i c h P. (1965). Über Endopolyploidie und Kernstructuren in Endospermhaustorien. Öster. Bot. Zeitschr., 112, 3. — G e i t l e r L. (1953). Endomitose und endomitotische Polyploidisierung. Protoplasmatologia, 6, C. — G r e i l h u b e r J. (1973). Über die Entwicklung des Embryosacks von *Melampyrum* und *Parentucellia latifolia* (*Scrophulariaceae*, *Pedicularieae*). Öster. Bot. Zeitschr., 121, 1—2. — S c h m i d E. (1906). Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Scrophulariaceen. Beih. Bot. Cblt., 20, 1. — S c h n a r f K. (1927/29). Embryologie der Angiospermen. — T i a g i B. (1965). Development of the seed and fruit in *Melampyrum nemorosum* L. and *M. arvense* L. Canad. J. Bot., 43, 12. — T r e l a Z. (1963a). Embryological studies in *Anemone nemorosa* L. Acta Biol. Cracov., ser. Bot., 6, 1. — T r e l a Z. (1963б). Cytological studies in the differentiation of the endosperm in *Anemone nemorosa* L. Acta Biol. Cracov., ser. Bot., 6, 2. — T r e l a - S a w i c k a Z. (1974). Embryological studies in *Anemone ranunculoides* L. from Poland. Acta Biol., Cracov., ser. Bot., 17, 1. — T s c h e r m a k - W o e s s E., G. H a s i t s c h k a - J e n s c h k e. (1953). Veränderungen der Kernstruktur während der Endomitose, rhytmisches Kernwachstum und verschiedenes Heterochromatin bei Angiospermen. Chromosoma 5.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 7 V 1976.

SUMMARY

In studied species of *Melampyrum* L. — *M. sylvaticum* L., *M. nemorosum* L. and *M. pratense* L. the fertilization of the egg takes place normally according to premitotic type. During the endosperm formation a diversion has been found, namely: its primary nucleus is formed as the result of fusion with the sperm of only one of the polar nuclei, the micropylar one. The chalazal polar nucleus does not take part in this process. This fully conforms with the data by Greilhuber who stated the diploid nature of endosperm in 6 species of *Melampyrum*. Specific peculiarities have been found in the behavior of chalazal polar nucleus. The problem of possible «compensation» of diploid endosperm by means of polyploidization that takes place in the course of its further formation is discussed.

УДК 581.4 : 581.331.2 : 582.67

А. Л. Тахтаджян, Н. Р. Мейер

НЕКОТОРЫЕ ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЕ ДАННЫЕ О МОРФОЛОГИИ ПЫЛЬЦЫ *DEGENERIA VITIENSIS* (*DEGENERIACEAE*)

A. L. TAKHTAJAN, N. R. MEYER. SOME ADDITIONAL DATA ON THE MORPHOLOGY OF POLLEN GRAINS OF *DEGENERIA VITIENSIS* (*DEGENERIACEAE*)

В результате электронномикроскопических исследований пыльцевых зерен *Degeneria vitiensis* I. Bailey et A. C. Smith, находящихся на разных стадиях развития, выявлены первично недифференцированная, нестолбиковая эктэкзина, гранулярная эндэкзина, интина и перина. Установлена значительная вариация пыльцевых зерен по форме, числу и расположению апертур, а также строению дна борозды. Сделан вывод о чрезвычайной примитивности пыльцевых зерен этого вида.

Degeneria vitiensis I. Bailey et A. C. Smith — единственный представитель семейства *Degeneriaceae* (порядок *Magnoliales*) — относится к числу наиболее примитивных из ныне живущих цветковых растений. Несмотря на мономерный гинецей (результат редукции), как тычинки, так и плодолистик характеризуются необычайной примитивностью строения. Примитивной чертой цветка дегенерии является также опыление жуками Haptoncus takhtajani G. Medv. et Ter-Minas., установленное одним из авторов на островах Фиджи (Тахтаджян, 1973 : 25).

Первые сведения по морфологии пыльцевых зерен *Degeneria* имеются в работе Бейли (Baily, 1960). Описание структуры спородермы, исследованной с помощью светового и просвечивающего электронного микроскопов, сделано Далем и Раули (Dahl, Rowley, 1965). В этой работе приводятся подробные данные о внутреннем строении спородермы и выявлены ее закономерности. Электронномикроскопическое изучение фиксированного и гербарного материалов, собранного А. Л. Тахтаджяном в лесу близ г. Сувы на Вити-Леву (острова Фиджи), полностью подтвердило основные результаты работы Даля и Раули. Однако нами сделаны некоторые дополнительные наблюдения, касающиеся развития спородермы, строения апертур и деталей поверхности пыльцевых зерен. Как нам кажется, они существенно расширяют сведения о морфологических особенностях этого примитивного цветкового растения.

Изучалась пыльца из пыльников, предварительно зафиксированных FAA, а также взятых из гербария. Для получения статистических данных о морфологических признаках и определения процента стерильных пыльцевых зерен был использован световой микроскоп. Поверхность спородермы изучена с помощью сканирующих электронных микроскопов CWICSCAN 100 (Ботанический институт АН СССР, Ленинград) и Hitachi HSM 220 (Биологический факультет Московского государственного университета). Для уменьшения деформации перед просмотром пыльцы на сканирующих микроскопах пыльники помещали на 10—12 час. в 4% глютаральдегид на фосфатном буфере и затем постепенно переводили в 70° спирт. Напыляли углем и золотом в вакууме при медленном режиме. Для работы на просвечивающем электронном микроскопе пыльники

после обработки фиксатором FAA промывали фосфатным буфером. Постфиксация производилась 2% раствором OsO_4 в течение 12 час. Затем материал обезвоживали спиртом возрастающих концентраций. В 70° спирте пыльники окрашивали 2% раствором уранилацетата в продолжении 4 час. Материал заливали в предварительно полимеризованный метакрилат. Срезы делали на ультрамикротоме LKB Ultratome системы Шостанда и изучали в просвечивающем электронном микроскопе Hitachi HU-11B-1.

Изучение большого числа пыльцевых зерен, взятых из разных цветков и пыльников, показало, что апертуры пыльцевых зерен дегенерии отличаются чрезвычайной изменчивостью признаков. Пыльца очень варьирует по форме, числу и расположению борозд, которые часто имеют неровный край. Важно отметить, что варьирование наблюдается даже в пределах пыльцевых зерен одного пыльника. Такое разнообразие пыльцы *Degeneria*, по-видимому, вызвано не случайным нарушением процесса развития микроспор в полости пыльника, а представляет собой нормальное явление. Как показали наши электронномикроскопические исследования пыльцевых зерен на разных стадиях их развития и специальные реакции на стерильность, проведенные Е. М. Морозовой, микроспоры и пыльцевые зерна *Degeneria* полностью заполнены цитоплазмой и имеют нормальные ядра.

Большинство пыльцевых зерен *Degeneria vitiensis* имеет шарообразную или слегка эллипсоидальную форму и соответственно округлый или овальный контур (табл. I, *1*, *2*, *4*, см. вклейку). Около 60% пыльцевых зерен характеризуется бороздой (sulcus), которая обычно заходит на проксимальную сторону. Дистальное расположение борозды было установлено Свами (Swamy, 1949) и полностью подтверждается нашими электронномикроскопическими исследованиями микроспор, находящихся на стадии тетрад, еще под каллозной оболочкой. Борозда дегенерии чрезвычайно примитивного строения и часто имеет неровный, рваный край. Как было указано одним из авторов (Тахтаджян, 1948), у борозд наиболее примитивных типов края еще не резко выражены, обычно неправильно зазубрены, как бы рваные или даже бахромчатые.

Особое внимание было нами уделено ультраструктуре дна борозды. По Далю и Раули, борозда затянута чрезвычайно тонким слоем наружной экзины (10—50 мкм), имеющим такое же строение, как и на всей поверхности пыльцевого зерна. Как показали наши наблюдения, дно борозды может иметь иное строение. Около 50% просмотренных пыльцевых зерен в этой области лишено сплошного эктэкзинного слоя, а на поверхности утолщенной интины располагаются гранулы эндэкзины (табл. I, *3*; табл. II, *7*, *9*, см. вклейку). Отсутствие нестолбиковой эктэкзины у дистальной борозды представляет большой интерес, так как она не развивается у пыльцевых зерен голосеменных и у некоторых примитивных покрытосеменных (Н. Р. Мейер, неопубликованные данные). В тех случаях, когда эктэкзина распространяется на дно борозды, в этой области она имеет иное строение, чем на остальной поверхности пыльцевого зерна, и снабжена многочисленными сквозными каналами (табл. I, *5*).

Как показывают наблюдения, проведенные с помощью сканирующего и просвечивающего электронных микроскопов, эктэкзина дегенерии полностью лишена текстуры и скульптуры (табл. I, *1—3*, *5*, *6*). Такая недифференцированная оболочка характерна для наиболее примитивных из ныне живущих цветковых растений и, как сообщает Уокер (Walker, 1974), кроме *Degeneria*, встречается лишь у некоторых *Magnoliaceae*, *Eupomatiaceae*, *Annonaceae* и, возможно, у *Himantandraceae*.

При наблюдении в просвечивающий электронный микроскоп хорошо видно разделение экзины на толстую эктэкзину и очень тонкую эндэкзину, состоящую из отдельных мелких гранул. В области борозды имеется значительное утолщение — валик, образованный эндэкзиной и интиной. Он состоит из электронноплотных гранул, рыхло расположенных в ин-

тине (табл. II, *5—7*, *9*). Далее следует тонкая интина, целиком окружающая пыльцевое зерно. В ней часто прослеживается слоистость (табл. II, *9*).

Как показали наблюдения одного из авторов (Мейер), заложение эктэкзины, эндэкзины и интины происходит в разное время. Материнские клетки микроспор окружены толстой каллозной оболочкой. После редукционного деления между каллозой и цитоплазмой микроспор образуется фибриллярный матрикс эктэкзины, в котором фибриллы расположены в разных направлениях и на срезах выглядят как отдельные зерна (табл. II, *8*). В результате полимеризации спорополленина такой матрикс превращается в бесструктурную, недифференцированную на слои эктэкзину (табл. II, *5—8*). Фибриллярный матрикс вначале возникает на проксимальной стороне микроспоры и оттуда распространяется на ее дистальную поверхность. В месте будущих борозд матрикс эктэкзины не закладывается или развивается в виде очень тонкого, неравномерно расположенного прерывистого слоя. Именно на этой, очень ранней стадии развития микроспор во время заложения матрикса эктэкзины определяются число, характер и местоположение апертур.

Эндэкзина закладывается под эктэкзиной после растворения каллозы и распадения тетрад на монады. В ее построении принимают участие округлые везикулы, которые выходят наружу, располагаясь между плазмалеммой и эктэкзиной. На поверхности этих везикул полимеризуется спорополленин, в результате чего последние превращаются в электронноплотные гранулы. В зрелом пыльцевом зерне эндэкзина имеет гранулярное строение. Некоторые гранулы сливаются друг с другом и с эктэкзиной (табл. II, *5*). Последней закладывается интина. В области борозды она особенно толстая, пронизана многочисленными каналами и содержит гранулы спорополленина (табл. II, *9*). На поверхности многих пыльцевых зерен, на поздних стадиях их развития в полости пыльника образуется мелкобугорчатая скульптура. Ее формируют гранулы спорополленина, поступающие из тапетума (табл. II, *1—4*). По способу развития эта оболочка сходна с гранулярной периной, обнаруженной у многих папоротников (Lugardon, 1974). Орбикулы (тельца Убиша) в данном случае не принимают участия в формировании спородермы, а сохраняются в полости пыльника, часто включаясь в его стенку (табл. II, *9*). Они имеют характерный вид: округлую форму, тонкую электронноплотную оболочку и относительно большую электроннопрозрачную сердцевину.

Наряду с вышеописанными у *Degeneria* часто встречаются пыльцевые зерна совершенно иного внешнего вида: цилиндрические (табл. 1, *7*), эллипсоидальные (табл. II, *1*, *3*), с котороткой дистальной бороздой (табл. I, *6*) и, наоборот, с очень длинной, заходящей на проксимальную сторону бороздой (табл. I, *2*). Иногда пыльцевые зерна имеют несколько мелких борозд, расположенных друг за другом в одном направлении (табл. II, *3*). Нередко встречаются пыльцевые зерна с одной опоясывающей бороздой или с двумя параллельными бороздами (табл. I, *7*, *8*). Последний случай представляет особый интерес, так как две параллельные борозды характерны для пыльцы представителей семейств *Idiospermaceae* и *Calycanthaceae*. Существенное значение с точки зрения эволюции пыльцы цветковых растений имеют те вариации пыльцевых зерен дегенерии, у которых, помимо основной дистальной борозды, закладываются дополнительные, более короткие борозды, расположенные под разными углами к основной борозде и часто по меридиану пыльцевого зерна (табл. I, *4*; табл. II, *4*). Как известно, пыльцевые зерна большинства цветковых растений имеют кольпы (colpus) — меридионально расположенные борозды, число которых варьирует от двух до многих (чаще их три). Большинство палинологов считают, что кольпатная пыльца произошла от сулькатной (дистально-однобороздной), которая характерна для наиболее примитивных покрытосеменных и почти всех голосеменных. Увеличение числа апертур в процессе эволюции подтверждается ископаемыми находками (Doyle, 1969) и статистическим анализом (Sporne, 1972). Однако до сих пор переход дистально-бороздной пыльцы в меридионально-бороздной

ную казался многим палинологам трудно объяснимым. Одновременное присутствие у пыльцевых зерен дегенерии дистальной и меридиональных борозд показывает возможный способ образования меридионально-бороздной пыльцы. Как писал один из авторов настоящей статьи (Тахтаджян, 1948), это превращение происходит на самой ранней стадии формирования спородермы, когда вместо одной дистальной апертуры закладываются меридиональные борозды.

Наличие нестолбиковой (бесколуммельной) спородермы у некоторых ныне живущих примитивных цветковых растений, как подчеркивают Уокер и Скварла (Walker, Skvarla, 1975), имеет большое значение для эволюционной морфологии. Наиболее существенным является тот факт, что несомненно нестолбиковая первичная структура эктэкзины встречается только у представителей порядка *Magnoliales* — группы, которая уже давно рассматривается как наиболее примитивная среди современных цветковых растений. Правда, Ван-Кампо и Люгардон (Van Campo, Lugardon, 1973) утверждают, что пыльцевые зерна *Juglans* имеют сплошную нестолбиковую наружную экзину и сравнивают ее с экзиной *Ephedra*. Однако, как показывают неопубликованные исследования одного из авторов статьи (Мейер), наружная экзина — эктэкзина пыльцевых зерен *Juglans* — на ранних стадиях развития имеет столбиковое строение. У дегенерии же эктэкзина, которая исследовалась нами, начиная с самых ранних стадий ее развития всегда имеет сплошную нестолбиковую структуру.

Детальное исследование пыльцевых зерен *Degeneria* на разных стадиях их развития в полости пыльника показало, что они необычайно примитивны, и, возможно, даже самые примитивные среди цветковых растений.

Образование фибриллярного матрикса характерно для микроспор представителей *Magnoliophyta*, и в этом отношении микроспоры *Degeneria* не представляют исключения. Однако у микроспор всех изученных цветковых растений уже в матриксе эктэкзины происходит определенная ориентация микрофибрилл; в результате этого на самых ранних стадиях развития микроспор определяется столбиковая структура эктэкзины и намечаются три характерных слоя: покров, столбики и подстилающий слой. Матрикс же *Degeneria* имеет примитивное, недифференцированное строение. Отсутствие столбиков (колуммелл) характерно для всех изученных голосеменных (Van Campo, 1971) и лишь для очень немногих примитивных цветковых растений. Кроме *Degeneria*, вполне типичная нестолбиковая эктэкзина известна у *Eupomatia* (Walker, Skvarla, 1975; [1] Тахтаджян, Мейер, неопубликованные данные) и *Piptostigma* (Thomas, Lugardon, 1974). Нестолбиковая оболочка была обнаружена у ископаемых пыльцевых зерен *Bennettitales* (Taylor, 1973) и, по-видимому, имелась у предков современных голосеменных и цветковых растений.

Наличие такой архаической структуры, как перина, также свидетельствует о большой примитивности пыльцевых зерен дегенерии. Как известно, это очень древний способ защиты спор, не зависящий от протопласта самой споры и контролируемый целиком клетками стенки спорангия. Оболочка более совершенных пыльцевых зерен строится под контролем их ядра, а вещества, поступающие из стенки спорангия, используются лишь как строительный материал. Примитивность дегенерии выражается также в строении дна и края борозды. У нее еще нет вполне установившегося типа апертур, и происходит как бы проба различных их вариантов, хотя доминирующим типом является все же однобороздная пыльца. Можно сказать, что здесь намечаются некоторые из направлений развития пыльцевых зерен, которые потом привели к формированию разных типов апертур.

---

[1] Уокер и Скварла (1975) к «бесколуммеллной» пыльце относят также пыльцу *Aromadendron elegans* Blume и *Magnolia frazeri* Walt., с чем мы не можем согласиться. Как видно на фотографиях, приводимых в их работе, в обоих случаях вполне выражена столбиковая структура, хотя и примитивного типа.

Таким образом, не только по строению плодолистика и тычинок, но и по морфологии пыльцевых зерен *Degeneria* занимает уникальное положение среди современных цветковых растений.

ЛИТЕРАТУРА

Тахтаджян А. Л. (1948). Морфологическая эволюция покрытосеменных. — Тахтаджян А. Л. (Takhtajan A. L.) (1973). Evolution und Ausbreitung der Blütenpflanzen. — Bailey I. W. (1960). Some useful techniques in the study and interpretation of pollen morphology. J. Arnold Arbor., 41 : 141—148. — Blake S. T. (1972). *Idiospermum* (*Idiospermaceae*), a new genus and family for *Calycanthus australiensis*. Queensland Herbarium, 12 : 1—37. — Dahl A. O., J. R. Rowley. (1965). Pollen of *Degeneria vitiensis*. J. Arnold. Arbor., 46 : 308—323. — Doyle J. A. (1969). Cretaceous angiosperm pollen of the Atlantic Coastal Plain and ist evolutionary significans. J. Arnold Arbor., 50 : 1—35. — Lugardon B. (1974). La structure fine de l'exospore et de la périspore des Filicinées isosporees. Pollen, Spores, XVI, 2 : 161—226. — Sporne K. R. (1972). Some observation on the evolution of pollen types in dicotyledons. New Phytologist, 71 : 181—185. — Swamy B. G. L. (1949). Further contribution to the morphology of the *Degeneriaceae*. J. Arnold Arbor., 30 : 10—38. — Taylor T. N. (1973). A consideration on the morphology ultrastructure and multicellular microgametophyte to *Cycadeoidea daconensis* pollen. Rev. Paleobot. Palynol., 16 : 157—164. — Thomas A. L., M. B. Lugardon. (1974). Quelques tupes de structure grenue dans l'ectexine de pollens simples d'Annonacées. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, 278 : 1187—1190. — Van Campo M. (1971). Précisions nouvelles sur les structures comparées des pollens de Gymnospermes et d'Angiospersm. Comprt. Rend. Acad. Sci. Paris, 272 : 2071—2074. — Van Campo M., B. Lugardon. (1973). Structure grenue infratectale de l'ectexine de pollens de quelques Gymnospermes et Angiospermes. Pollen, Spores, XV, 2 : 171—187. — Walker J. W. (1974). Evolution of exine structure in the pollen of primitive Angiosperms. Amer. J. Bot., 61, 8 : 891—902. — Walker J. W., I. I. Skvarla. (1975). Primitively columellales pollen: A new concept in the evolutionary morphology of Angiosperms. Science, 187, 4175 : 445—447.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград
и
Московский государственный
университет.

Получено 21 VII 1975.

SUMMARY

The pollen grains of *Degeneria vitiensis* vary in shape, number and position of apertures, which often possess even edges and different structure of sporoderm. The sporoderm contains non-columellae ectexine, granular endexine and intine. On the late developmental stages of pollen grains in the anther cavity ectexine is often covered by minitorulose perine. As to the structure of sporoderm, the pollen of *Degeneria* is extremely primitive.

УДК 581.3 : 581.46 : 581.331.2[582.533+582.547.2

М. М. Лодкина

СВОЕОБРАЗНЫЕ ЧЕРТЫ РАЗВИТИЯ ПЫЛЬЦЕВЫХ МЕШКОВ У НЕКОТОРЫХ ВИДОВ *NAJADACEAE* JUSS. И *LEMNACEAE* S. GRAY

M. M. LODKINA. PECULIAR FEATURES OF POLLEN SAC DEVELOPMENT IN SOME SPECIES OF *NAJADACEAE* JUSS. AND *LEMNACEAE* S. GRAY

Исследовалось развитие пыльцевых мешков 2 видов *Najas* L., 3 видов *Lemna* L. и 1 вида *Wolffia* Horkel ex Schleiden. Показано, что вопреки имеющимся в литературе данным у всех этих растений образуется так называемый средний слой стенки пыльцевого мешка. У *Lemna paucicostata* и *Wolffia microscopica* обнаружено совмещение функций среднего слоя и тапетума в одном слое вследствие чередования клеток, характерных для каждого из этих слоев. На материалах исследования обсуждается вопрос о физиологическом значении среднего слоя, классификация типов формирования стенки пыльника (по Дэвис) и принцип формирования пыльцевого мешка.

У растений, ведущих водный образ жизни, в особенности плавающих и погруженных, часто наблюдаются значительные отклонения от обычного для покрытосеменных строения. Поэтому они представляют большой интерес для сравнительной морфологии. Изучая тычинку, и в частности развитие пыльцевых мешков, мы не могли обойти вниманием обитателей водоемов — наяду, ряску и вольфию. Эволюция их, как известно, шла разными путями, но в обоих случаях преобладали процессы редукции, а у рясок к тому же большое значение имела неотения.

Материал для исследования наяды был собран в окрестностях Ленинграда: *Najas flexilis* (Willd.) Rostk. et Smidt — в прибрежных мелководьях Финского залива в районе Лисьего Носа, *N. marina* L. — в районе Усть-Луги. В нашей зоне, характеризующейся умеренным климатом, ряски цветут очень редко, к тому же отличить экземпляры с цветками на ранних стадиях развития очень трудно. И. Е. Иванова (1970), изучавшая эти растения, научилась безошибочно распознавать фертильные особи. Материал для исследования *L. gibba* L. и *L. trisulca* L., собранный в водоемах Новгородской области, был любезно предоставлен ею. Исследование *L. paucicostata* Hegelm. и *Wolffia microscopica* [1] проведено на материале, собранном С. Махешвари и привезенном М. С. Яковлевым из Индии. Пользуюсь случаем выразить свою благодарность И. Е. Ивановой, С. Махешвари и М. С. Яковлеву.

Цветочные почки наяд и местных видов ряски фиксировались в смеси FAA, *L. paucicostata* и *W. microscopica* — в фиксаторе Навашина.

Развитие цветка *Najas flexilis* и *N. marina*

Прежде чем приступить к описанию развития пыльцевого мешка наяды, нельзя не коснуться строения цветка этого замечательного растения. О нем ведутся споры, и многое все еще неясно.

Наяды живут под водой, укореняясь в песчаном грунте мелководий. Этому образу жизни соответствует и строение цветка. Оба исследованные

[1] Вид установлен предварительно.

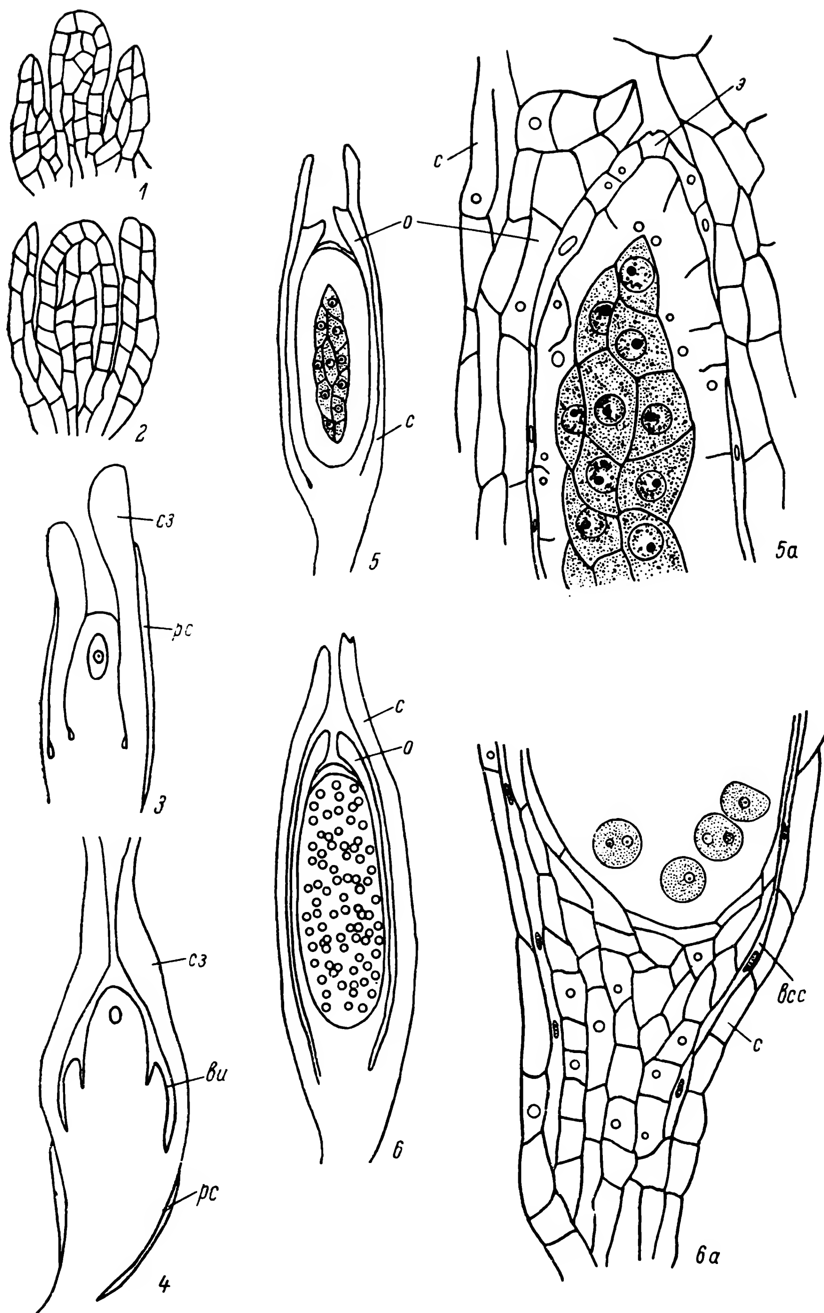


Рис. 1. Развитие цветков *Najas flexilis.*

1, 2 — ранние стадии; *3* — женский цветок, развитие завязи опережает развитие спаты; *4* — то же, заложение внутреннего интегумента ;*5, 6* — последовательные стадии развития мужского цветка (*5а* — фрагмент фигуры *5*, *6а* — нижняя часть мужского цветка, фрагмент фигуры *6*). *ви* — внутренний интегумент, *всс* — внутренний слой спаты, *о* — околоцветник, *рс* — рудимент спаты. *с* — спата, *сз* — стенка завязи, *э* — эпидермис.

вида имеют раздельнополые цветки, строение которых чрезвычайно упрощено, а ранние стадии их развития очень сходны (рис. 1, *1*, *2*; рис. 2, *1*, *2*). Вокруг апекса цветка образуется покров, состоящий из двух слоев клеток (рис. 1, *1*, *2*). Несмотря на то, что не обнаружено раздельного заложения составляющих его частей, в этом едином на первых порах покрове представлены два разных органа. В процессе дальнейшего развития происходит их различная дифференциация не только гистологическая, но и морфологическая: один из слоев растет быстрее и каждый из них образует разные структуры, которые в конце развития цветка обособляются друг от друга. Природа наружной части интерпретируется по-разному. Венкатеш (Venkatesh, 1956) называет его брактеей, Свами и Лакшманан (Swamy, Lakshmanan, 1962) — влагалищем, Сингх (Singh, 1965) — спатой. Уль (Uhl, 1945, цит. по: Singh, 1965) считает возможным рассматривать его как спату, но с оговоркой, так как обычно спата окружает соцветие, а у наяды в ней заключен только один цветок. А. Л. Тахтаджян (1966) гомологизирует этот покров с чешуевидными листьями вегетативного побега и считает, что в женском цветке он прирастает к гинецею и представлен одним-двумя рядами клеток или отсутствует. Материалы нашего исследования не дают достаточных оснований для решения вопроса о природе самого наружного покрова цветка. В дальнейшем будем условно называть его спатой.

Внутреннюю часть покрова следует трактовать по-разному для мужского и женского цветков.

Наше исследование *N. flexilis* и *N. marina* подтверждает мнение Тахтаджяна, что в женском цветке внутренняя часть покрова является завязью и к ней снаружи прирастает рудиментарная спата («покрывало»). На рис. 1, *3*, *4* показаны щель между однослойной тканью спаты и стенкой завязи, а также верхняя граница спаты. По мере развития завязи образуется столбик и дву- или многолопастное рыльце. Часть его состоит из типичных рыльцевых клеток, но среди них развиваются и шиловидные образования с жесткими заостренными окончаниями. Наши наблюдения в общих чертах совпадают с описанием женского цветка, сделанного Кэмпбэллом (Campbell, 1897).

Вслед за завязью меристема женского цветка образует два интегумента. Одна из клеток у вершины апекса становится макроспороцитом, а остальные — клетками нуцеллуса (рис. 1, *4*). Образовавшаяся таким образом семяпочка затем изгибается. Над халазальным концом изогнутой семяпочки у входа в канал столбика имеются железы, гроздью свисающие в полость завязи. Околоцветник в женском цветке отсутствует.

Описанная картина развития женского цветка с очевидностью демонстрирует, что наяды относятся к тем растениям, у которых развитие генеративного апекса завершается образованием семяпочки.

В мужском цветке хорошо развита спата. Что касается внутреннего покрова, то исследователи наяды единодушны в том, что это околоцветник. Мужской цветок наяд представляет собой пыльник с приросшими к нему спатой (покрывалом) и околоцветником (рис. 1, *5*, *6*). По описаниям Кэмпбелла и Сингха (Campbell, 1897; Singh, 1965), у *N. graminea* Delile и *N. guadalupensis* (Sprengel) Morong. тычинка имеет четыре пыльцевых мешка, а у *N. flexilis* — всего один пыльцевой мешок, редко два. Однажды Кэмпбелл наблюдал рудимент септы (перегородки, разделяющей соседние гнезда). У *N. flexilis* и *N. marina* мы всегда наблюдали только один пыльцевой мешок. Над верхушкой пыльника околоцветник образует две расширенные лопасти в виде губ с узким каналом между ними (рис. 1, *5*, *6*). До созревания пыльцы мужской цветок почти сидячий, но к моменту ее созревания цветоножка удлиняется и выносит пыльник вместе с околоцветником за пределы спаты. При этом внутренний слой клеток спаты разрушается, благодаря чему становится возможным скольжение околоцветника и цветоножки (рис. 1, *6а*). Губы к этому времени расходятся, и через расширившийся канал пыльца выходит в окружающую водную среду.

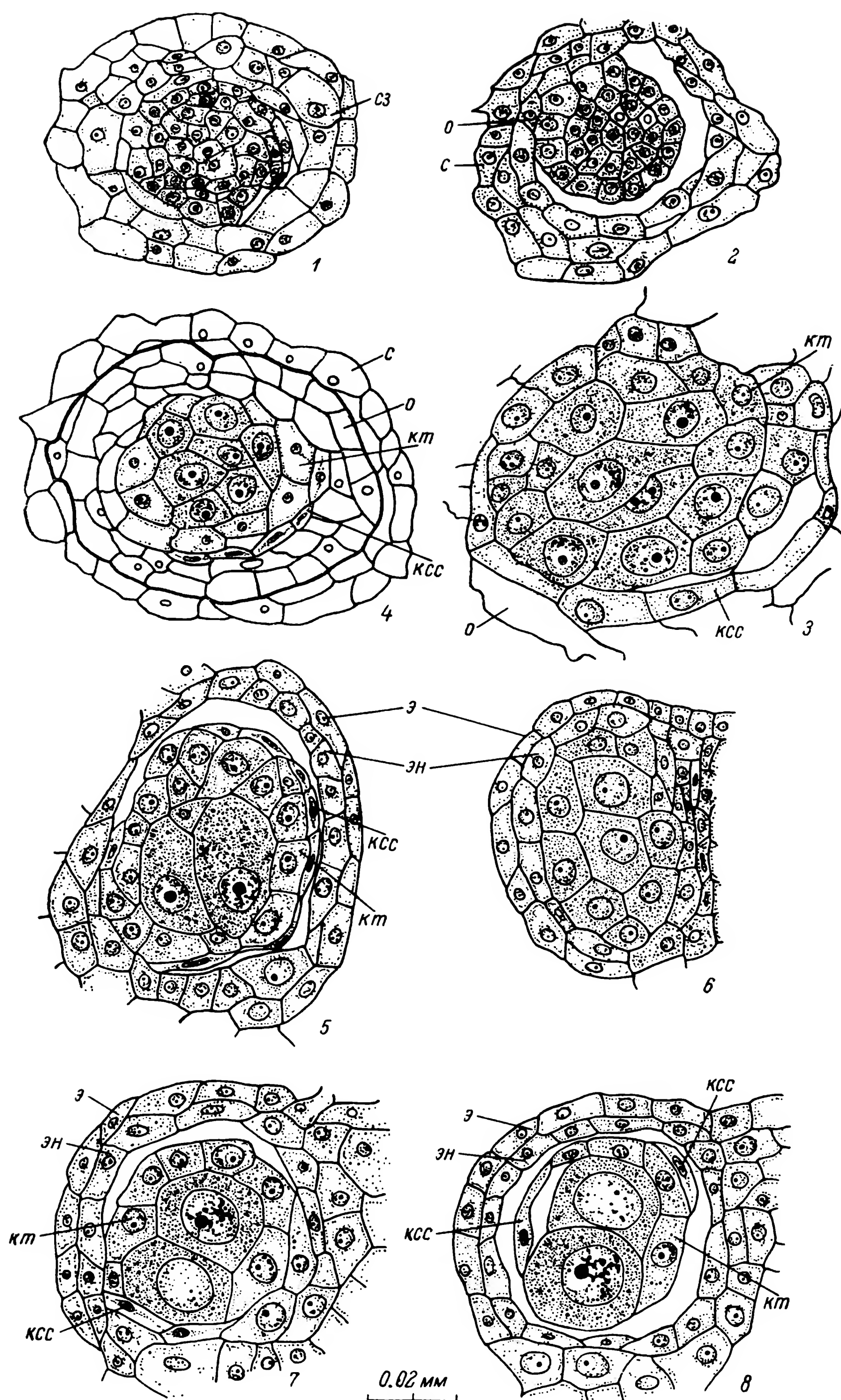


Рис. 2. Развитие цветков и пыльцевых мешков исследованных видов рясок и наяд

1 — поперечный срез молодого женского цветка *Najas flexilis*; *2* — то же мужского цветка; *3*, *4* — последовательные стадии развития пыльцевого мешка *N. flexilis*; *5* — пыльцевой мешок *L. gibba*; *6* — то же *L. paucicostata*; *7*, *8* — поперечные срезы пыльцевого мешка *L. paucicostata* при разной фокусировке: дифференцирующиеся клетки среднего слоя и тапетума в одном ряду.
о — околоцветник, *с* — спата, *сз* — стенка завязи, *ксс* — клетки среднего слоя, *кт* — клетки тапетума, *э* — эпидермис, *эн* — эндотеций.

Строение пыльцевого мешка также несет отпечаток редукции. В меристеме разрастающегося зачатка мужского цветка первоначально различается один пограничный слой (рис. 1, *2*; рис. 2, *2*), но только на верхушке пыльника под губами околоцветника этот слой в дальнейшем дифференцируется в эпидермис (рис. 1, *5а*).

Окруженная сросшимися друг с другом околоцветником и спатой меристема разрастается путем клеточных делений и долгое время сильно отличается от своих покровов, имеющих вакуолизированные клетки с некрупными ядрами (рис. 2, *2*). Однако постепенно ее периферические клетки претерпевают дифференциацию. Прежде всего граничащие с околоцветником клетки дифференцируются как «средний слой». Его образованию не предшествуют периклинальные деления и не везде он приобретает характер непрерывного слоя (рис. 2, *3*, *4*). Преобразование его клеток типично для среднего слоя: они уплощаются, вытягиваются, содержимое их исчезает, только дегенерирующие вытянутые ядра долгое время остаются заметными (рис. 2, *4*; таблица, *5*, *6* — см. вклейку). На этих рисунках видно, что часть оставшихся клеток меристемы дифференцируется в тапетальные, а другая часть становится материнскими клетками микроспор, вступая в профазу мейоза. Здесь также не происходит периклинальных делений и не образуется четкого слоя. В некоторых местах мейоциты граничат непосредственно с клетками среднего слоя (рис. 2, *4*). Все клетки тапетума одноядерные, содержимое их быстро исчезает, клеточные стенки растворяются.

Заканчивая описание развития цветка наяды, мы хотели бы обратить внимание на то, что в отличие от обычного для покрытосеменных формирования стенки пыльцевых мешков здесь не происходит образования эпидермиса (за исключением верхушки цветка) и эндотеция. Защита развивающихся микроспор осуществляется околоцветником и спатой, а функция раскрывания зрелых пыльцевых мешков и высвобождения пыльцы, обычно выполняемая эндотецием, здесь перешла к губам околоцветника и удлиняющейся цветоножке. Имеющиеся в литературе указания на отсутствие в пыльцевом мешке наяд среднего слоя не подтвердились. В связи с этим представляет интерес исследование видов наяд, имеющих четырехгнездные пыльцевые мешки. В работе Свами и Лакшманана (Swamy, Lakshmanan, 1962), посвященной *N. graminea* и *N. lacerata* Rendle, к сожалению, не описаны поздние стадии, когда средний слой должен уже быть оформлен.

Развитие пыльцевых мешков у трех видов *Lemna*

Считается, что чрезвычайно своеобразное строение рясок — результат неотенических преобразований. Обсуждение этого вопроса, а также описание морфологии и эмбриологии этих растений имеются в ряде работ (Caldwell, 1899; Ростовцев, 1905; Lawalrée, 1952; Васильченко, 1965; Тахтаджян, 1966; Иванова, 1970; Brunaud, 1974, и др.). Наиболее полные сведения о развитии тычинки рясок имеются в указанной работе Лавальре, а также у Махешвари и Капила (Maheshwari, Kapil, 1963). Поскольку при исследовании ряски наше внимание привлекло главным образом развитие пыльцевых мешков, мы ограничимся описанием их формирования. Что же касается морфологии цветка в целом, то отметим только следующее: в упомянутых работах хорошо показано, что на так называемых листьях ряски (точнее — фрондах или кладодиях) у основания средней жилки, по обе стороны от нее, образуются карманы, в которых развиваются вегетативные или цветочные почки. В каждом женском цветке имеется одна завязь. Два мужских цветка, состоящие из одной тычинки с четырьмя пыльцевыми мешками, закладываются неодновременно. Когда тычинка первого цветка уже содержит пыльцу, во втором она еще только начинает свое развитие. Каждый цветок окружен спатой. После созревания пыльцы тычиночные нити изгибаются и выносят пыльники над поверхностью фронда, прорывая спату. Раскрывание пыль-

цевых мешков с помощью фиброзных утолщений эндотеция и пыление происходят в воздушной среде. Исследование развития цветочных почек представляет большие трудности из-за их чрезвычайно малых размеров.

Развитие тычинки и пыльцевого мешка достаточно подробно описано и иллюстрировано хорошими рисунками в работе Махешвари и Капила (Maheshwari, Kapil, 1963) на примере *Lemna paucicostata* Hegelm. Поэтому главное внимание мы уделим различиям, обнаруженным в микроспорогенезе между *Lemna gibba* и *L. trisulca*, с одной стороны, и видом, исследованным индийскими эмбриологами — с другой.

Ранее мы уже сообщали (Лодкина, 1971а), что вопреки имеющимся в литературе указаниям у *L. gibba* и *L. trisulca*, как и у других покрытосеменных, образуется средний слой. В связи с этим было интересно исследовать именно тот вид, который послужил основанием для включенного во все сводки указания, что у рясок нет среднего слоя. Поэтому мы исследовали *L. paucicostata*.

По нашим наблюдениям, развитие пыльцевых мешков у всех трех видов ряски в общих чертах происходит следующим образом. В меристематическом зачатке тычинки первыми претерпевают дифференциацию клетки в зоне будущего связника, затем в зоне, которая разделит смежные пыльцевые гнезда, и, наконец, в слое, который подстилает будущий эпидермис в пределах каждой лопасти пыльника (рис. 2, *6*). Этот слой по мере развития образует фиброзные утолщения, становясь эндотецием. Остальная масса меристематических клеток, составляющая инициальную меристему пыльцевого мешка, имеет на поперечном срезе округлую форму. Ее периферические клетки с внешней стороны пыльника посредством периклинальных делений или без них формируют слой, который позже становится так называемым средним слоем (рис. 2, *5*; таблица, *1*, *2*). Глубже лежащие клетки меристемы в течение некоторого времени мало отличаются друг от друга, но позднее клетки, находящиеся в центре, начинают увеличиваться в размерах и вступают в профазу мейоза, а окружающие их клетки, прилегающие к среднему слою, дифференцируются в тапетальные. Позднее они в виде периплазмодия окружают формирующиеся микроспоры.

У *L. gibba* и *L. trisulca* средний слой представляет непрерывный ряд клеток характерного вида (рис. 2, *5*; таблица, *1*, *2*). У *L. paucicostata* не всегда удается проследить целостность среднего слоя. На более ранних стадиях развития, когда уже отчетливо выявляются будущий эпидермис и эндотеций, в остальной массе меристемы периферический ряд клеток нечетко отграничен. Эти клетки своими острыми углами вклиниваются между глубже лежащими клетками (рис. 2, *6*). Это указывает на то, что тапетум и средний слой образуются не в результате периклинальных делений, а дифференцируются непосредственно из части клеток центральной зоны инициальной меристемы пыльцевого мешка, при этом клетки, несущие функции тапетума и среднего слоя, оказываются в одном ряду (рис. 2, *7*, *8*; таблица, *4*). Это отражено и на рисунках в упомянутой работе Махешвари и Капила. Следовательно, расхождение между указанными авторами и нами не в фактическом материале, но в его интерпретации.

Несколько слов о *L. minor*. Лавальре, исследовавший этот вид (Lawalrée, 1952), считает, что у него нет среднего слоя в стенке пыльника. Однако, как и в случае с *L. paucicostata*, его рисунки говорят о другом: клетки среднего слоя находятся в одном ряду с тапетальными или являются их сестринскими клетками.

Развитие пыльцевых мешков *Wollfia microscopica*

Вольфии — самые маленькие и наиболее редуцированные представители *Lemnaceae*. Они представляют собой прозрачные микроскопически малые воронковидные тела, лишенные корней. Несмотря на чрезвычайное упрощение вегетативных органов, репродуктивные органы сохранили все основные свойственные им черты строения: имеются завязь, столбик, рыльце и семяпочка с интегументом. Тычинка имеет четыре пыльцевых

мешка, под эпидермисом которых хорошо развит эндотеций. Развитие пыльцевых мешков у *W. arrhiza* Willm. исследовал Гупта (Gupta, 1935) и у *W. microscopica* — Махешвари (Maheshwari, 1954). По их мнению, в пыльнике вольфий средний слой отсутствует. Предпринятое нами исследование показало, что развитие пыльников у вольфий и *L. paucicostata* происходит одинаково. У них не оказалось ни сплошного среднего слоя, ни непрерывного тапетума. В ряду клеток между эндотецием и микроспороцитами часть клеток функционирует как тапетальные, а другая функционально является «средним слоем», приобретая характерный для этих клеток вид (см. таблицу, *3*).

Таким образом, у всех исследованных видов ряски и у *W. microscopica* в той или иной форме средний слой образуется.

Обсуждение

Результаты исследования 2 видов *Najas*, 3 видов *Lemna* и *W. microscopica* позволяют коснуться трех вопросов: 1) значения среднего слоя в развитии пыльцевых мешков, 2) классификации способов формирования стенки пыльцевых мешков, 3) принципа формирования пыльцевого мешка.

Значение среднего слоя. В пыльцевых мешках покрытосеменных так называемый средний, или промежуточный, слой образуется между эндотецием и тапетумом. Клетки его не имеют каких-либо особых, заметных на светооптическом уровне исследования структурных признаков, которые могли бы свидетельствовать об их функциональной роли. В процессе развития пыльника они уплощаются, вытягиваются, ядра их становятся пикнотическими и этот слой рано исчезает. Как правило, ему не придают существенного и достаточно определенного значения в развитии микроспор, и лишь отмечают, что клетки его сдавливаются при быстром разрастании материнских клеток микроспор (сводка Махешвари, 1954; Модилевского, 1953, большинство оригинальных работ разных авторов). Иногда он вовсе не упоминается при описании формирования стенки пыльника (Поддубная-Арнольди, 1964). Иногда его называют слоем неизвестного назначения (Жуковский, 1964). В сводке Дэвис (Davis, 1966) дегенерация среднего слоя объясняется тем, что его клетки утрачивают способность делиться антиклинально, и поэтому он не успевает удлиняться вслед за быстрым увеличением всего комплекса размножающихся и разрастающихся спорогенных клеток. Присутствие среднего слоя рассматривается при этом как реликтовая черта в строении пыльника. Лишь в работе Ю. Л. Никифорова (1962), который предполагает, что клетки среднего слоя непроницаемы, этому слою придается значение «своеобразной капсулы», изолирующей тапетум от фиброзного слоя и способствующей поступлению «продуктов биосинтеза тапетума» только в полость пыльника. Однако никаких данных о структуре клеточных стенок, подтверждающих мнение о их непроницаемости, он не приводит. Между тем внимательное изучение судьбы клеток среднего слоя заставляет расценивать их гибель как обязательное явление в ряду процессов, обеспечивающих развитие микроспор, подобно гибели сестринских клеток в тетраде макроспор или целых слоев клеток в тех или иных тканях семяпочки. Строгое ограничение процессов отмирания одним слоем клеток (или в редких случаях — небольшим числом клеток или слоев), окружающих тапетум, свидетельствует о наличии генетического механизма, определяющего дегенерацию именно этих клеток. Поскольку функциональное назначение клеток среднего слоя, очевидно, заключается в их ранней гибели, было бы вернее сказать, что клетки его сдавливаются потому, что гибнут, а не гибнут потому, что сдавливаются. При очевидной запрограммированности гибели этих клеток цитологическая картина их разрушения может быть различной. Морфологическое выражение автолитических процессов может быть достаточно полно выяснено только с помощью электронномикроскопического исследования, однако некоторые вариации поведения клеток среднего слоя выявляются и при использовании светового микроскопа. В тех случаях, когда имеется два или даже несколько средних

слоев (например, у *Melastoma malabathricum* их бывает до семи), один или два внутренних сплющиваются, а внешние могут утрачивать содержимое, но сохранять свою форму. Ядра также не всегда становятся пикнотическими.

Несмотря на различные вариации в судьбе клеток среднего слоя, превращения, претерпеваемые ими, в целом отражают существование в пыльцевом мешке запрограммированных явлений, относящихся к категории физиологической регенерации органов (Лагучев, 1963; Бродский, 1966). Здесь это находит свое выражение в системе, включающей старение одних клеток и продолжение меристематического состояния и роста других; подобное явление было показано на примере ультраструктуры клеток ризодермы корня (Данилова, Бармичева, 1972; Данилова, 1974), где рано стареют атрихобласты, соседствующие с трихобластами — клетками, долгое время сохраняющими меристематический облик.

Убеждение в физиологической необходимости гибели одного из слоев, окружающих развивающиеся материнские клетки микроспор, определяет наш особый интерес к растениям, у которых, согласно литературным данным, отсутствует средний слой. Если наше мнение справедливо, то естественно ожидать, что отсутствие слоя дегенерирующих клеток должно быть компенсировано гибелью каких-то других клеток. Мы предполагали, что исследование развития пыльцевых мешков у трех видов ряски, вольфии и двух видов наяды в известной мере послужит проверкой нашего представления о значении среднего слоя в развивающемся пыльнике. Поскольку в результате исследования у всех шести изученных видов обнаружено существование (в той или иной форме) среднего слоя, его физиологическая необходимость подтверждается.

Классификация способов формирования стенки пыльцевого мешка.

Классификация Дэвис (Davis, 1966), в которой она попыталась свести все разнообразие способов формирования стенки пыльников покрытосеменных к четырем типам, является наиболее рациональной и пользуется наибольшей популярностью. В основу своей классификации она положила последовательность формирования той части пыльника, которая обращена кнаружи и не касается части его стенки, прилегающей к связнику и септе. Те редкие случаи, когда не образуется средний слой, объединены ею в четвертый «редуцированный» тип, к которому причислены ряски, вольфия и наяды. Этот тип характеризуется полным подавлением периклинальных делений во «вторичном париетальном слое». После первого периклинального деления в клетках субэпидермального слоя один из образовавшихся слоев становится в дальнейшем эндотецием, а другой — тапетумом. Обнаружение среднего слоя у *L. gibba*, *L. trisulca* и у нескольких видов *Najas* делает необходимым исключение их из этого типа. *L. paucicostata* и *W. microscopica*, очевидно, составляют оригинальный тип. У этих видов в результате периклинальных делений оформляется слой клеток, который, становится эндотецием; больше периклинальных делений не происходит. отсутствует и обособление периферических клеток глубже лежащей меристемы в виде четко выраженного слоя. Используя терминологию, принятую Дэвис, можно сказать, что уже в «первичном париетальном слое» подавляются периклинальные деления. Он становится эндотецием, а глубже лежащие клетки дифференцируются в слой, совмещающий функции тапетума и среднего слоя вследствие чередования клеток обоих типов.

Ни к одному из четырех типов нельзя также отнести формирование стенки пыльника у наяд. В этом случае подавление периклинальных делений заходит еще дальше: не образуется даже эндотеций, а эпидермис формируется только на верхушке пыльника. Клетки всех типов поочередно дифференцируются из клеток меристемы, составляющих зачаток всего пыльцевого мешка. Если же принять во внимание, что у исследованных видов наяд цветок состоит только из одного пыльцевого мешка, то в этом случае мы вправе утверждать, что часть клеток меристемы цветка дифференцируется в клетки трех типов (практически даже двух), составляющих

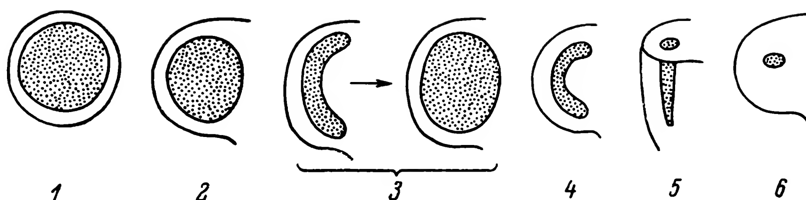


Рис. 3. Варианты развития пыльцевых мешков у покрытосеменных растений. (Объяснение в тексте).

стенку пыльцевого мешка, а остальные становятся микроспороцитами. Таким образом, данные о двух исследованных видах *Najas*, *L. paucicostata*, *L. minor* и *W. microscopica* могут служить основанием для выделения особых типов формирования стенки пыльника.

Принцип формирования пыльцевого мешка. Необходимо напомнить, что в течение многих десятков лет укоренилось следующее представление: клетки археспория, т. е. клетки, дающие начало спорогенным клеткам — микроспороцитам, «возникают», «появляются» или «дифференцируются» в субэпидермальном слое или представляют собой продукт первого деления клеток этого слоя. Трудно убедить сторонников этих взглядов в том, что в действительности в слои специального функционального назначения последовательно дифференцируются периферические клетки инициальной меристемы пыльцевого мешка, а клетки «археспория», как и спорогенные клетки, сохраняют свой меристематический характер (Лодкина, 1969, 1971б; Лодкина, Данилова, 1975). Заметным сближением с этой точкой зрения является позиция Брункенера, откликнувшегося на призыв Фагерлинда организовать тщательное исследование ранних стадий развития пыльцевых мешков у покрытосеменных (Brunkener, 1975).

Развитие тычинки *Najas* со всей очевидностью показывает, что спорогенными клетками становятся сами клетки инициальной меристемы лопасти пыльника (или всей тычинки, или же всего мужского цветка); они ни из чего не возникают, ни от чего не отчленяются, и не они дифференцируются. Этот способ развития с наибольшей ясностью выявляет сущность процесса спорообразования, не заслоненную явлениями вторичного порядка.

Анализ раннего развития тычинок как на оригинальном материале, так и по многочисленным литературным данным позволил нам свести все известное разнообразие способов формирования пыльцевых мешков к пяти вариантам, которые различаются по степени охвата процессом дифференциации зачатка тычинки и соответственно по величине очагов активной меристематической ткани, составляющей инициальную меристему пыльцевого мешка (Лодкина, 1969, 1971б).

Описанный здесь способ развития тычинки наяды служит основанием для выделения еще одного варианта, дополняющего предложенные нами ранее. В связи с этим все варианты развития тычинки можно расположить в следующей последовательности (рис. 3). Инициальную меристему пыльцевого мешка составляют: центральная часть меристемы всего зачатка тычинки (*1*); центральная часть меристемы пыльника (наибольшую активность проявляют ее периферические слои) (*2*); 1—2 слоя клеток меристемы (благодаря активной митотической деятельности этих клеток объем меристемы вновь значительно увеличивается) (*3*); 1—2 слоя клеток меристемы пыльника (*4*); продольный тяж клеток (на поперечном сечении одна клетка (*5*); 1—2 клетки меристемы пыльника (*6*).

Подведем итоги. Сведения об отсутствии среднего слоя в пыльцевом мешке рясок, вольфии и наяды не подтвердились при изучении двух видов *Najas*, трех видов *Lemna* и одного вида *Wolffia*. Таким образом, данные об этих растениях не противоречат представлению о физиологической необходимости среднего слоя.

Lemna paucicostata W. microscopica характеризуются особым типом формирования стенки пыльника. У этих видов наблюдается разделение

функций среднего слоя и тапетума между клетками одного слоя. У наяд отсутствует эндотеций и почти отсутствует эпидермис, что также дает основание для выделения сомостоятельного типа.

Развитие зачатка тычинки наяд в единственный пыльцевой мешок подтверждает представление о формировании пыльцевого мешка в результате последовательной дифференциации периферических клеток его инициальной меристемы (сопровождающейся периклинальными делениями или без них) и перехода клеток ее центральной части от митотического способа деления к мейотическому. Данные о развитии тычинки у исследованых видов наяд позволяют дополнить выделенные нами ранее пять вариантов формирования пыльцевых мешков у покрытосеменных еще одним.

В заключение приношу свою благодарность М. Д. Андреевой за приготовление препаратов и помощь при проведении исследования.

ЛИТЕРАТУРА

Бродский В. Я. (1966). Трофика клетки. — Васильченко И. Т. (1965). Неотенические изменения у растений. — Данилова М. Ф. (1974). Структурные основы поглощения веществ корнем. — Данилова М. Ф., Е. М. Бармичева. (1972). Дифференциация клеток в ризодерме *Raphanus sativus* L. В кн.: Ультраструктура растительных клеток. Л. — Жуковский П. М. (1964). Ботаника. 2-е изд. — Иванова И. Е. (1970). Некоторые особенности цветения и опыления рясок (*Lemnaceae* S. Gray). Бот. ж., 55, 5. — Лагучев С. С. (1963). О физиологической гибели клеток в организме. Усп. совр. биол., 56, 2 (5).— Лодкина М. М. (Lodkina M. M.) (1969). «Archesporium» and the rhythm of the differentiation process in the meristem. Rev. cytol. et biol. vég., 32, 2. — Лодкина М. М. (1971а). Формирование пыльцевых мешков у двух видов ряски. Матер. V Всес. совещ. по эмбриол. раст. Кишинев. — Лодкина М. М. (1971б). О понятии «археспорий». Матер. V Всес. совещ. по эмбриол. раст. Кишинев. — Лодкина М. М., М. Ф. Данилова. (1975). Ультраструктура клеток пыльцевого мешка *Triticum aestivum* L. на ранних стадиях его развития. Бот. ж., 60. 1. — Магешвари П. (1954). Эмбриология покрытосеменных. — Модилевский Я. С. (1953). Эмбриология покрытосеменных растений. — Никифоров Ю. Л. (1962). О значении промежуточного слоя пыльника хлопчатника. Изв. АН Туркм. ССР, сер. биол., 2. — Поддубная-Арнольди В. А. (1964). Общая эмбриология покрытосеменных растений. — Ростовцев С. И. (1905). Биолого-мофрологический очерк рясок. — Тахтаджян А. Л. (1966). Систематика и филогения цветковых растений. — Brunaud A. (1974). Organisation de la pousse fertile chez *Lemna minor* L. Compt. Rend. Acad. Sci., 278, Ser. D., 16. — Brunkener L. (1975). Beiträge zur Kenntnis der frühen Mikrosporangienentwicklung der Angiospermen. Svensk Bot. Tidskr., 69, 1. — Caldwell O. W. (1899). On the life history of *Lemna minor*. Bot. Gaz., 27, 1. — Campbell D. H. (1897). A morphological study of *Najas* and *Zannichelia*. Proc. Calif. Acad. Sci., Ser. 3, Bot., 1. — Davis G. (1966). Systematic embryology of the angiosperms. N. Y. — Gupta B. L. (1935). Studies on the development of the pollen grain and embryo sac in *Wolffia arrhiza*. Curr. Sci., 4. — Lawalrée A. (1952). L'embryologie des *Lemnaceae*. Observation sur *Lemna minor*. Cellule, 54, 4. — Maheshwari S. C. (1954). The embryology of *Wolffia*. Phytomorphology, 4, 3—4. — Maheshwari S. C., R. N. Kapil. (1963). Morphological and embryological studies on the *Lemnaceae*. I. The floral structure and gametophytes of *Lemna paucicostata*. Amer. J. Bot., 50, 7. — Singh V. (1965). Morphological and anatomical studies in *Helobiae*. III. Vascular anatomy of the node and flower of *Najadaceae*. Proc. Ind. Acad. Sci., 61, 2. — Swamy B. G. L., K. K. Lakshmann. (1962). Contribution to the embryology of the *Najadaceae*. J. Ind. Bot. Soc., 41, 2. — Venkatesh C. S. (1956). Structure and dehiscence of the anther in *Najas*. Bot. Notiser, 109, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 16 VI 1976.

SUMMARY

The pollen sac development in two species of *Najas* L., three species of *Lemna* L. and on species of *Wolffia* Horkel ex Schlei. was investigated. It is shown that contrary to previous data the so-called middle layer of the pollen sac wall (or some cells typical for it) is developed in all species investigated. It is found that in *L. paucicostata* Hegelm. and *W. microscopica* there is an alternation of cells characteristic of tapetum and of the middle layer in the same cell layer. Therefore this layer seems to function both as tapetum and the middle layer. Physiological interpretation of the middle layer, classification of the types of the pollen sac wall formation (after Davis) and the principles of pollen sac formation are discussed in the light of the data obtained.

УДК 537.533.35 : 581.132[581.44+581.45]582.662

Е. В. Вознесенская

УЛЬТРАСТРУКТУРА АССИМИЛИРУЮЩИХ ОРГАНОВ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СЕМ. *CHENOPODIACEAE*. II

E. V. VOZNESENSKAYA. ULTRASTRUCTURE OF ASSIMILATING ORGANS OF SOME SPECIES OF THE FAMILY *CHENOPODIACEAE*. II

Описана ультраструктура ассимиляционной ткани нескольких представителей семейства маревых, имеющих корончатый (Kranz) тип строения хлоренхимы. Все исследованные виды по строению клеточных стенок, хлоропластов и митохондрий в клетках обкладки разделены на две группы. Приведен список видов этого семейства, у которых различными авторами отмечалось наличие Kranz-типа анатомии или C_4-пути фотосинтеза. Рассмотрено распределение этого типа анатомического строения внутри семейства. Сделана попытка сопоставить данные по анатомии, физиологии, систематике и филогении некоторых родов. Делается вывод, что корончатый тип строения хлоренхимы внутри семейства развивался в эволюционно более продвинутых таксонах. В молодых видах структурная специализация выражается различной степенью редукции гран в хлоропластах клеток обкладки.

Данная работа является продолжением исследования анатомического строения пустынных растений, в частности представителей сем. *Chenopodiaceae* пустынь Средней Азии (Радкевич, Василевская, 1933; Радкевич, 1934; Василевская, 1955; Вознесенская, 1974), а также продолжением изучения их ультраструктуры (Вознесенская, 1976). В нашей предыдущей работе была описана структура ассимиляционной ткани трех видов: *Haloxylon persicum* Bunge, *Atriplex flabellum* Bunge и *Aellenia subaphylla* (C. A. Mey.) Aellen; в этой работе мы приводим данные еще для нескольких видов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для подробного изучения ультраструктуры были взяты два вида — *Salsola richteri* Karel. и *Suaeda microphylla* Pall., а для изучения общего плана строения — еще несколько видов из того же семейства маревых: *Suaeda prostrata* Pall., *Salsola rigida* Pall., *Climacoptera transoxana* (Iljin) Botsch. и *Halocharis hispida* (C. A. Mey.) Bunge.

Salsola richteri — кустарник, собран в песках Кашкакум, южнее заповедника Тигровая балка в Таджикской ССР.

Suaeda microphylla — кустарник, эдификатор засоленных местообитаний. Собран на территории заповедника Тигровая балка на пухлых солончаках в пойме реки Вахш.

Сбор остальных исследованных видов производился на солончаках на территории указанного заповедника.

Для световой микроскопии производилась фиксация в 70% спирте, срезы делались от руки лезвием бритвы.

Для электронной микроскопии было опробовано несколько способов фиксации: 1) глютар-осмиевая фиксация при 0° (pH 7.4); 2) глютар-осмиевая при комнатной температуре (pH 7.4); 3) перманганатная при 0°;

4) фиксация 3% глютаровым альдегидом с дофиксацией 2% раствором MnO_4 при комнатной температуре; 5) фиксация OsO_4 по Колфилду (Caulfield, 1957); 6) фиксация 3% глютаровым альдегидом (pH 8.4) с дофиксацией OsO_4 (pH 6.8) при комнатной температуре (Salema, Brandao, 1973). Наилучшие результаты были получены при фиксации по второй и шестой методикам. При использовании общепризнанной холодовой глютар-осмиевой фиксации хорошие результаты были получены на ограниченном числе видов. Сильно затрудняют фиксацию танины, накапливающиеся в больших количествах в листьях некоторых видов, поэтому лучшая сохранность структур была получена при фиксации ранневесенних побегов, содержащих меньшее количество танинов.

РЕЗУЛЬТАТЫ НАБЛЮДЕНИЙ

Salsola richteri Karel.

Тонкие, довольно длинные — иногда до 4—5 см — цилиндрические листья имеют однослойную эпидерму с утолщенными наружными стенками клеток. Под эпидермой лежит 1 ряд тонкостенных клеток гиподермы, а затем 2 ряда ассимиляционной паренхимы: ряд вытянутых палисадных клеток и ряд округлых или трапециевидных клеток, называемых клетками обкладки. Затем до центральной жилки идут 5—6 рядов бесцветной водозапасающей паренхимы. Мелкие пучки, состоящие из 2—5 сосудов и 1—2 ситовидных элементов, сопровождаемых паренхимными клетками, пронизывают толщу водозапасающей ткани и образуют довольно густую сеть непосредственно под хлоренхимной, соприкасаясь в ксилемной части с клетками обкладки.

Наружные стенки клеток эпидермы имеют довольно толстый даже ранней весной слой кутикулы, пронизанный во внутренних ее слоях дендритами. Клетки эпидермы имеют крупную центральную вакуоль, цитоплазма лежит тонким постенным слоем, в котором встречаются тяжи эндоплазматического ретикулума и редкие митохондрии и пластиды. В клетках гиподермы постенный слой цитоплазмы также беден органеллами.

Палисадная паренхима. Продолговатые тонкостенные клетки палисады плотно прилегают друг к другу в базальной части, но под эпидермой имеют довольно крупные межклетники. Почти весь объем клетки занят центральной вакуолью, все органеллы распределены в постенном слое цитоплазмы. Крупные ядра обычно продолговатой формы, располагаются в средней части клеток у радиальной стенки; имеют хорошо заметное ядрышко.

Хлоропласты (табл. I, а, см. вклейку) мелкие, удлиненные, 4.1 (3.0—6.0) мкм дл. и 0.9 (0.6—1.3) мкм шир., располагаются в большом количестве вдоль продольной оси клеток. В довольно плотной строме выявляется система гран и межгранных тилакоидов. Граны чаще всего мелкие, по 3—4 тилакоида в стопке, но иногда встречаются по 5—7. В некоторых пластидах выявляется четкий слой периферического ретикулума. В пластидах по 1—2, редко по 3 мелких крахмальных зерна (в одной пластиде на срез), а иногда встречаются белковые кристаллы с четко выраженной кристаллической решеткой. Иногда оба вида включений находятся в одной пластиде. Даже весной хлоропласты содержат большое количество мелких осмиофильных глобул, которые к осени увеличиваются в размерах.

Митохондрии мелкие, округлые или чаще удлиненные, 0.5 (0.3—1.3) мкм дл. и 0.2 (0.2—0.3) мкм шир., имеют мелкие кристы в довольно плотном матриксе.

Элементы гранулярного эндоплазматического ретикулума выявляются в плотной цитоплазме в виде довольно длинных профилей цистерн. Диктиосомы встречаются редко. Рибосомы распределены в цитоплазме равномерно, иногда образуют небольшие группы.

Плазмалемма большей частью гладкая или чуть извилистая, довольно плотно прилегает к клеточной стенке.

Клетки обкладки. Крупные клетки обкладки напоминают клетки обкладки саксаула по общему плану строения, а также по сильному утолщению оболочек, граничащих с палисадной паренхимой (Вознесенская, 1976). Утолщения чередуются с порами, пронизанными плазмодесмами. Центральная вакуоль в этих клетках отсутствует, скопление мелких вакуолей наблюдается обычно в части клетки, обращенной к палисаде; отдельные мелкие вакуоли встречаются также в базальной части клетки. Почти все вакуоли содержат электронноплотные включения (предположительно, танины). Крупное ядро неправильной формы, иногда лопастное, располагается в верхней части клеток обкладки, на границе с палисадой.

Большое количество удлиненных, не очень крупных хлоропластов, занимающих почти всю клетку, располагается в основном в базальной части; их длина 5.0 (3.6—6.5), ширина 0.9 (0.6—1.2) мкм. Мембранная система представлена тилакоидами стромы, пересекающими хлоропласт в продольном направлении и местами образующими мелкие граны, состоящие из 2—4 тилакоидов. В некоторых пластидах граны вообще отсутствуют, а имеются только участки сдвоенных тилакоидов. Периферический пластидный ретикулум хорошо развит (в отдельных хлоропластах обнаружено 3—4 ряда продольных профилей ретикулума). Крахмальные зерна мелкие, по 1—3 на срез пластиды. Иногда встречаются и белковые кристаллы. Даже в молодых весенних хлоропластах видно большое количество мелких осмиофильных глобул (табл. I, *б*).

Мелкие митохондрии располагаются большей частью по стенкам клеток, но иногда встречаются и в их центральных частях среди хлоропластов, а также около ядра. Форма митохондрий чаще несколько удлиненная, 0.7 (0.5—1.0) мкм дл. и 0.4 (0.2—0.6) мкм шир., иногда — округлая. Мелкие кристы располагаются в плотном, иногда несколько разреженном матриксе.

Гранулярный эндоплазматический ретикулум выявляется в виде отдельных цистерн, располагающихся среди хлоропластов или около ядра. Диктиосомы встречаются редко. Рибосомы распределены в цитоплазме равномерно, небольшими группами. Никакие особенности в строении плазмалеммы не выявлены.

Suaeda microphylla Pall.

Это растение имеет мелкие (1—1.8 см), не совсем правильной цилиндрической формы листья. У листьев однослойная эпидерма из округлых, несколько вздутых клеток различной величины. Под эпидермой лежат два слоя ассимиляционной паренхимы, сходные у большинства исследованных видов: слой вытянутых клеток палисадной паренхимы и слой округлых клеток обкладки. Проводящая система листа представлена более крупной центральной жилкой и несколькими боковыми, более мелкими жилками. У этого вида нет мелких проводящих пучков, подходящих к клеткам обкладки. Между слоями ассимиляционной ткани и проводящими пучками располагаются клетки бесцветной водозапасающей ткани, которые вытянуты по направлению к пучкам.

Крупные клетки эпидермы имеют утолщенные наружные оболочки, но слой кутикулы незначительный и весь пронизан многочисленными дендритами. Центральная вакуоль занимает почти весь объем клеток. В тонком постенном слое цитоплазмы можно видеть отдельные тяжи эндоплазматического ретикулума, мелкие митохондрии, липофильные капли и — довольно редко — сильно редуцированные мелкие хлоропласты.

Палисадная паренхима. Строение клеток палисадной паренхимы является более или менее одинаковым у всех исследованных видов. Удлиненные, тонкостенные клетки ее имеют центральную вакуоль, занимающую основной объем клетки. Все органеллы лежат в постенном слое

цитоплазмы. Ядро округлое или неправильной формы, с хорошо заметным ядрышком, чаще всего располагается у радиальной стенки.

Хлоропласты встречаются в довольно большом числе, ориентированы вдоль длинной оси клеток. Имеют сильно удлиненную форму с закругленными концами, 3.5 (2.5—5.2) мкм дл. и 0.7 (0.5—1.0) мкм шир. Мембранная система хлоропласта представлена идущими параллельно друг другу одиночными тилакоидами; они образуют мелкие граны, состоящие из 2—3 (очень редко — большего числа) тилакоидов в стопке. В некоторых пластидах выявляется периферический ретикулум. Тилакоиды стромы, по-видимому, иногда образуют концентрическую систему, о чем можно судить по их расположению на концах пластид. Все пластиды содержат большое количество осмиофильных глобул, но только иногда встречаются мелкие одиночные крахмальные зерна (табл. 1, *в*).

Митохондрии мелкие, 0.6 (0.4—1.0) мкм дл. и 0.3 (0.2—0.5) мкм шир., встречаются в довольно большом количестве. Система крист расположена в матриксе средней плотности. Иногда встречаются митохондрии сильно удлиненной или гантелевидной формы.

Только у этого вида в палисаде встречается довольно большое количество микротел, в зернистом содержимом которых на периферии выделяется более электронноплотный участок — ядрышко или нуклеоид.

У сведы в цитоплазме часто встречаются интенсивно окрашенные липофильные капли. Рибосомы распределены в цитоплазме довольно большими группами. Никаких особенностей в строении и расположении диктиосом, гранулярного эндоплазматического ретикулума и плазмалеммы у данного вида не найдено.

Клетки обкладки. В отличие от остальных видов у сведы крупные округлые клетки обкладки не образуют заметных утолщений оболочки на границе с палисадой. В местах контакта обкладки и палисады стенки клеток пронизаны многочисленными плазмодесмами. Дистальная часть клетки на границе с палисадой занята крупной вакуолью. Ядро часто находится в этой же части клетки, у радиальной стенки.

Многочисленные хлоропласты располагаются подковообразно по радиальным стенкам и в базальной части клетки. Они овальной формы, 3.7 (3.2—4.6) мкм дл. и 1.5 (0.8—2.5) мкм шир. Пластиды имеют хорошо развитую систему гран и межгранных тилакоидов. Граны равномерно распределены по всей пластиде и состоят из 6—10 (до 18—20) тилакоидов. Строма плотная. В каждой пластиде содержится по 2—3 крупных крахмальных зерна на ее срез и небольшое количество крупных даже весной осмиофильных глобул. Рибосомы распределены равномерно по всему объему хлоропласта (табл. I, *г*).

Крупные, округлые или чуть вытянутые митохондрии встречаются в большом числе около клеточных стенок. Среди хлоропластов или около тонопласта их почти нет. В соседних клетках обкладки митохондрии тесно прилегают к радиальным клеточным стенкам с обеих сторон, выстилая их почти сплошным слоем. Митохондрии имеют 1.4 (0.9—1.9) мкм дл. и 0.8 (0.6—1.0) мкм шир., плотный матрикс и интенсивно развитую систему крист. Большая часть из них — трубчатые, иногда несут на концах пузыревидные расширения, но в некоторых митохондриях имеются ламеллярные кристы, расположенные вдоль или поперек длинной оси (табл, II, *а*, см. вклейку).

Здесь же, среди митохондрий или чаще среди пластид, обнаруживаются микротела, имеющие зернистую структуру с более плотным участком (нуклеидом) на периферии. Эти органеллы около 1.1 (0.8—1.8) мкм дл. и 0.6 (0.4—0.8) мкм шир., причем на нашем материале не обнаружена их предпочтительная связь с камими-либо органеллами (табл. II, *б*).

Рибосомы распределены в цитоплазме довольно большими группами.

Никаких особенностей в структуре и расположении диктиосом, элементов гранулярного эндоплазматического ретикулума и плазмалеммы не выявлено.

ОБСУЖДЕНИЕ

Исследования большого числа видов из сем. *Chenopodiaceae*, проведенные в последнее время многими специалистами, выявили, что при наличии двух слоев хлоренхимы, характерных для C_4-видов, общий план строения ассимилирующих органов может быть различным. Сделана попытка классифицировать типы анатомической структуры листа, встречающиеся в этом семействе (Carolin et al., 1975). В некоторых типах структуры при сохранении сопряженности двух слоев хлоренхимы может отсутствовать их непосредственный контакт с проводящими пучками, что, по-видимому, не влияет на способ фиксации CO_2 (Shomer-Ilan et al., 1975). Поскольку взаимное расположение двух слоев хлоренхимы не изменяется, для таких типов структуры в литературе сохранен термин «корончатый тип» (Kranz), но ему придается более широкий смысл, чем у Габерландта (Haberlandt, 1904).

Анализ результатов, полученных нами при исследовании тонкого строения некоторых представителей сем. *Chenopodiaceae*, наряду с привлечением литературных данных показал, что все изученные к настоящему времени виды этого семейства с Kranz-типом анатомии ассимилирующих органов можно разделить на 2 группы по структуре хлоропластов, митохондрий и клеточных стенок у клеток обкладки.

I. Виды, у которых в клетках обкладки хлоропласты имеют многочисленные крупные граны. В этих клетках огромное количество крупных митохондрий, имеющих своеобразное внутреннее строение: у них отмечены трубчатые и ламеллярные кристы, не свойственные обычным растительным клеткам. По строению клеточных стенок можно выделить 2 подгруппы:

а) стенки клеток обкладки на границе с палисадой почти не утолщены или утолщены незначительно; плазмодесмы распределены диффузно по этой стенке или собраны группами в несколько более тонких участках поровых полей (табл. III, *б*, см. вклейку). К этой подгруппе относятся *Atriplex flabellum* и все виды *Atriplex* с корончатым типом строения, исследованные другими авторами; *Suaeda microphylla* и *S. prostrata*.

б) стенки клеток обкладки на границе с палисадой имеют сильные утолщения; плазмодесмы локализованы в порах оболочки. Такая структура наблюдается у *Salsola rigida*, *S. paulsenii*, *Climacoptera transoxana*, *Halocharis hispida*.

II. Виды, у которых в хлоропластах клеток обкладки наблюдается редукция гран — часто они представлены только участками сдвоенных тилакоидов. Митохондрии мелкие, встречаются в небольшом количестве. Клеточная стенка на границе с палисадой имеет очень сильные утолщения с порами, пронизанными плазмодесмами (табл. III, *а*). К этой группе относятся виды: *Haloxylon persicum*, *Aellenia subaphylla*, *Salsola richteri*, *S. kali*, (Olesen, 1974).

Периферический ретикулум обнаружен как в хлоропластах палисады, так и в хлоропластах клеток обкладки у всех видов, у которых было тщательно изучено тонкое строение. Степень развития этой структуры в этих двух типах клеток хлоренхимы бывает различна у разных видов.

Уже отмечалось, что система гран в хлоропластах палисадной паренхимы у растений с корончатым типом анатомического строения может быть развита в разной степени и иногда подвергается редукции (Laetsch, 1968). Было проведено изучение формирования хлоропластов обоих типов (Downton et al., 1969), но значение редукции ламеллярной системы в хлоропластах палисады пока не ясно. Среди исследованных нами видов некоторая редукция гран в хлоропластах палисады отмечена у *Atriplex flabellum* и *Suaeda microphylla*.

Все виды, входящие в I группу, являются галофитами, правда, в разной степени. По жизненным формам они различаются: *Suaeda microphylla* — кустарник, *Salsola rigida* — кустарничек, а все остальные виды этой группы — травянистые однолетники. Все виды этой группы имеют листья, у боль-

шинства они цилиндрические, а у *Atriplex* — плоские. По анатомическому строению цилиндрические листья являются центрическими у всех видов, кроме исследованных нами двух видов рода *Suaeda*. В центрических листьях два слоя хлоренхимы сплошным кругом проходят по периферии, под ними расположена бесцветная водозапасающая паренхима с центральной жилкой листа в центре. У исследованных видов *Suaeda* по периферии листа также проходят два слоя хлоренхимы, под которыми располагается водозапасающая паренхима, но проводящая система листа состоит из более крупной центральной жилки и 4—5 мелких жилок с каждой стороны.

У всех этих видов в клетках обкладки развивается центральная вакуоль, которая несколько сдвинута к дистальному концу клетки, на границу с палисадой, а большинство органелл располагается в базальном конце клетки, иногда распределяясь подковообразно одним слоем по тангентальной и радиальным стенкам.

К сожалению, виды I группы, ультраструктура которых была нами изучена, не исследовались пока физиологами. Если обратиться к литературным данным, то у всех C_4-видов *Atriplex*, у которых при изучении продуктов первичной фиксации CO_2 обнаружено преобладание аспартата, отмечались интенсивное развитие гран в хлоропластах клеток обкладки и огромное количество крупных митохондрий с характерной внутренней структурой (Laetsch, 1968; Osmond et al., 1969; Troughton, Card, 1974). Наличие таких митохондрий также свойственно и C_4-видам злаков, относящимся к «aspartate-formers» (Downton, 1971в). На основании всего сказанного можно предполагать, что у видов I группы аспартат в первичных продуктах фиксации CO_2 окажется преобладающим. Связь между развитием интенсивной системы гран и большим количеством крупных митохондрий пока не ясна, но по мнению некоторых исследователей эти органеллы принимают участие в процессах трансаминирования и декарбоксилирования (Kagawa, Hatch, 1975).

Из видов, относящихся ко II группе, *Haloxylon persicum*, *Salsola richteri S. kali* и *Aellenia subaphylla* являются псаммофитами, приуроченными в основном к барханным пескам. Только последний вид, *Salsola kali*, является галофитом. Три первых вида — крупные кустарники, последний — травянистый однолетник.

Из этих видов крупные цилиндрические листья есть у трех, исключением среди них является афильный кустарник *Haloxylon persicum*. Листья этих растений имеют центрическую структуру с двумя слоями хлоренхимы по периферии. У саксаула сохраняется такой же общий план строения в первичной коре ассимиляционных побегов.

Основное отличие этих видов от принадлежащих к I группе заключается в том, что хлоропласты в клетках обкладки имеют редуцированные граны. Митохондрии в этих клетках мелкие, со слабо развитой внутренней структурой. Большинство исследователей сходятся в том, что редукция гран в хлоропластах клеток обкладки у некоторых злаков может указывать на преобладание малата в первичных продуктах фиксации CO_2 у этих видов (Downton, 1971а, б). Осмонд (1970) показал, что среди маревых *Salsola kali* относится к «malate-formers», а Ольсен (1974) указал на редукцию гран в хлоропластах клеток обкладки у этого вида. Т. Гедемов (1974) обнаружил преобладание малата в первичных продуктах фитосинтеза у *Haloxylon persicum* и *Salsola richteri*, у которых нами отмечена редукция внутренней структуры хлоропластов в клетках обкладки. Приведенные данные еще раз подтверждают мнение о существовании связи между агранальной структурой хлоропластов и преобладанием малата в первичных продуктах фиксации CO_2. В литературе имеются указания на редукцию гран у других видов двудольных: у *Froelichia gracilis* (*Amaranthaceae*) в хлоропластах обкладки сдвоенные тилакоиды, а у *Euphorbia maculata* (*Euphorbiaceae*) хлоропласты обкладки полностью агранальные (Laetsch, 1971). К сожалению, данные по распределению продуктов фотосинтеза у этих видов отсутствуют.

Как мы уже отмечали, Гедемов (1974) склоняется к мысли, что у саксаула и *S. richteri* обмен идет по Crassulaceae-типу. В связи с этим интересно привести предположение Лэтча (1971) о том, что эволюция шла по пути выработки одного способа обмена — C_4, но с образованием двух групп растений: «световых C_4-видов» и «темновых C_4-видов». Растения с последним способом обмена (Crassulaceae-тип) приспособились к существованию в пустынях с высокими дневными температурами и более низкими ночными. Возможно, после выработки Kranz-типа анатомии, который генетически закреплен, некоторым группам видов этого семейства пришлось приспосабливаться к новым условиям существования, где более выгодным был обмен по Crassulaceae-типу, и в этих видах совместился корончатый тип анатомии с данным типом обмена. Как сочетается предполагаемый тип обмена с корончатым типом анатомии и специализацией в строении пластид, пока неизвестно.

У всех исследованных видов I и II групп, кроме *Aellenia subaphylla*, хлоропласты в клетках обкладки располагаются центрипетально, т. е. основная масса пластид сосредоточена в части клетки, обращенной внутрь листа или побега. Такое расположение пластид свойственно всем видам двудольных растений, которые были исследованы к настоящему времени (Downton, 1971в). У *A. subaphylla* мы обнаружили ценрифугальное расположение хлоропластов, т. е. вся их масса находится в части клетки, обращенной к палисаде, а в базальной части клетки располагается вакуоль. В остальном этот вид не отличается резко от близких видов, в одну группу с которыми он был нами отнесен.

Хотя мы исследовали небольшое число видов, но сравнение наших данных по листовой анатомии некоторых представителей сем. *Chenopodiaceae* с имеющимися в литературе позволяет рассмотреть значение обсуждаемых анатомических признаков в эволюции этой группы растений.

Как показывают данные о распределении Kranz-типа анатомического строения в сем. *Chenopodiaceae* (таблица в тексте), в подсем. *Cyclolobeae* (более примитивном, по мнению многих исследователей) этот тип анатомии отмечен только в трибах *Atripliceae* и *Camphorosmeae*.

В роде *Atriplex* при обработке данного семейства Ульбрих (Ulbrich, 1934) выделил 15 секций, и виды, имеющие и не имеющие корончатого типа анатомии листа, попадают в разные секции. Мозер (Moser, 1935) придерживался разделения этого рода на 2 секции — *Obione* и *Teutliopsis*; при исследовании анатомии листа у большого числа видов этого рода он обнаружил, что виды с Kranz-типом анатомии относились к секции *Obione* или были переходными от *Obione* к *Teutliopsis*. В обработке этого рода во «Флоре СССР» (Ильин, 1936) виды с корончатым типом строения и без него попадают в одни и те же секции; например, *Atriplex dimorphostegia* Kar. et Kir. помещена в секцию *Teutliopsis*, тогда как с учетом анатомического строения ее следовало бы отнести к секции *Sclerocalymna*, как это и сделано Ульбрихом (Ulbrich, 1934).

Еще Габерландт (1904) отмечал связь Kranz-типа строения с аридными условиями. Лэтч (1968, 1969) отметил, что среди исследованных им американских видов рода *Atriplex* Kranz-виды встречаются среди галофитов, часто происходящих из засушливых областей Калифорниии или Австралии. Большинство видов этого рода евразиатского происхождения часто встречается в составе сорной флоры в разных частях земного шара и имеют дорзовентральные листья, е. т. не обладают корончатым типом строения. Рассмотренные нами *Atriplex flabellum* и *A. dimorphostegia* являются галофитами, приуроченными либо к аридным условиям, либо к местам с сильной инсоляцией (балки в отрогах гор). Оба вида имеют четко выраженный Kranz-тип анатомии листьев. На основании всех приведенных примеров можно сказать, что в большинстве случаев в этом роде, включающем огромное число видов, эволюция структуры листа в связи с приспособлением к крайним условиям существования шла по тому же пути, что и у злаков.

Распределение C_4-видов, выделенных по анатомическим или физиологическим показателям в сем. *Chenopodiaceae*

Триба	Род и вид	C_4-виды	Авторы
	Подсем. *Cyclolobeae*		
Polycnemeae	*Nitrophila*	— а	Welkie, Caldwell, 1970
	Polycnemum	— а	Monteil, 1906
Hablitzieae	*Aphanisma*	— а	Welkie, Caldwell, 1970
	Oreobliton thesioides	— а	Monteil, 1906
Beteae	*Beta*	— а	Monteil, 1906; Khatib, 1959
Chenopodieae	*Chenopodium*	— а	Monteil, 1906; Khatib, 1959; Welkie, Caldwell, 1970
	Monolepis	— а	Welkie, Caldwell, 1970
	Cycloloma	— а	» » »
	Rhagodia nutans	— ф	Osmond, 1970
	R. hastata	— а	Monteil, 1906
	Rubieva multifida	— а	» »
	Blitum capitatum	— а	» »
	B. virgatum	— а	» »
Atripliceae	*Spinacia*	— а	Monteil, 1906; Khatib, 1959; Welkie, Caldwell, 1970
	Atriplex	+ — аф	Warming, 1897; Monteil, 1906; Moser, 1935; Black, 1954; Khatib, 1959; Tregunna, Downton, 1967; Laetsch, 1968; Björkman, Gauhl, 1969; Downton, 1970; Troughton, Card, 1974, и др.
	Grayia	— а	Monteil, 1906; Welkie, Caldwell, 1970
	Eurotia	— а	Khatib, 1959; Welkie, Caldwell, 1970
	Ceratocarpus	— а	Monteil, 1906
	Halimione portulacoides	— а	Khatib, 1959
	Suckleya	— а	Welkie, Caldwell, 1970
	Axyris hybrida	— а	Monteil, 1906
	A. amaranthoides	— аф	Monteil, 1906; Tregunna, Downton, 1967
Camphorosmeae	*Camphorosma monspeliaca*	+ а	Monteil, 1906; Khatib, 1959
	Panderia pilosa	+ а	Monteil, 1906
	Kirilovia eriantha	+ а	Khatib, 1959
	Enchylaena tomentosa	— а	» »
	Echinopsilon hyssopifolius	+ а	» »
	Chenolea muricata	+ а	» »
	Ch. arabica	+ а	Monteil, 1906
	Babbagia acroptera	— ф	Osmond, 1970
	Threlkeldia proceriflora	— ф	» »
	Kochia	+ — аф	Monteil 1906; Радкевич, 1934; Khatib, 1959; Osmond, 1970; Welkie, Caldwell, 1970; Huber et al., 1973
	Bassia	+ — аф	Радкевич, 1934; Khatib, 1959; Downton, 1970; Osmond, 1970; Welkie, Caldwell, 1970
Corispermeae	*Corispermum*	— а	Monteil, 1906; Welkie, Caldwell, 1970
	Anthochlamys polygaloides	— а	Monteil, 1906
Salicornieae	*Kalidium foliatum*	— а	Вознесенская (неопубликованные данные)
	K. gracile	— а	То же
	K. caspicum	— а	Халилова, 1969
	Halopeplis amplexicaulis	— а	Khatib, 1959
	Halostachys caspica	— а	Халилова, 1969
	Halocnemum strobilaceum	— а	Khatib, 1959; Халилова, 1969
	Salicornia	— а	Monteil, 1906; Khatib, 1959; Халилова, 1969; Welkie, Caldwell, 1970
	Allenrolfea	— а	Welkie, Caldwell, 1970
	Arthrocnemum glaucum	— а	Khatib, 1959
	A. coralloides	— а	» »

Триба	Род и вид	C_4-виды	Авторы
	Подсем. *Spirolobeae*		
Sarcobatideae	*Sarcobatus*	— а	Welkie, Caldwell, 1970
Suaedeae	*Suaeda*	+ — а	Monteil, 1906; Радкевич, 1934; Khatib, 1959; Халилова, 1969; Welkie, Caldwell, 1970
Salsoleae	*Salsola*	+ — аф	Monteil, 1906; Khatib, 1959; Халилова, 1969; Osmond, 1970; Welkie, Caldwell, 1970; Carolin et al., 1975
	Climacoptera crassa	+ а	Халилова, 1969
	C. transoxana	+ а	Вознесенская (неопубликованные данные)
	Aellenia subaphylla	+ а	Пайзиева, 1970
	Horaninowia ulicina	+ а	Радкевич, 1934
	H. minor	+ а	» »
	Girgensohnia oppositiflora	+ а	Khatib, 1959
	Anabasis brevifolia	+ а	Вознесенская (неопубликованные данные)
	A. aphylla	+ а	Khatib, 1959
	A. brachiata	+ а	Халилова, 1969
	A. tamariscifolia	+ а	Monteil, 1906
	A. articulata	+ а	Khatib, 1959
	A. setifera	+ а	» »
	Haloxylon persicum	+ а	Радкевич, Василевская, 1933, и др.
	H. aphyllum	+ а	Warming, 1897, и др.
	H. salicornicum	+ аф	Khatib, 1959; Sankhla et al., 1975
	H. articulatum	+ а	Khatib, 1959
	Halocharis syriaca	+ а	» »
	H. hispida	+ а	Вознесенская (неопубликованные данные)
	Halogeton glomeratus	+ а	Welkie, Caldwell, 1970
	H. alopecuroides	+ а	Khatib, 1959
	Iljinia regelii	+ а	Вознесенская (неопубликованные данные)
	Nanophyton caspicum	+ а	Monteil, 1906
	Sympegma regelii	— а	» »
	Traganum nudatum	+ а	Khatib, 1959
	Seidlitzia rosmarinus	+ а	» »
	S. florida	+ а	» »
	Noaea mucronata	+ а	» »
	N. tournefortii	+ а	» »
	Cornulaca setifera	+ а	» »
	Gyroptera gilletii	+ а	Вознесенская (неопубликоварные данные)
	Halothamnus bottae	+ а	То же

Примечание. + — группа содержит C_4-виды; — — группа их не содержит; + — — группа содержит как C_4-, так и C_3-виды; а — C_4-виды выделены по анатомическим признакам (Kranz-тип анатомии ассимилирующих органов); ф — C_4-виды выделены по физиологическим критериям (низкое значение УКП, наличие малата или аспартата в первичных продуктах фиксации CO_2 и др.).

По анатомии и физиологии других родов этого подсемейства, включающих виды с корончатым типом анатомии, еще слишком мало данных, поэтому обсуждать направление эволюции рассматриваемых нами признаков пока затруднительно.

В подсем. *Spirolobeae* виды с корончатым типом строения входят в состав многих родов. В роде *Salsola*, по данным В. П. Бочанцева (1969), наиболее древними являются кустарниковые виды, обитающие в основном на скалах или других давно сформировавшихся субстратах. Однолетние виды, растущие на песках, являются более молодыми. Этот род сформировался примерно в миоцене в Южной Африке, а оттуда начал распространяться на север. Однако, по мнению Бочанцева, эволюция не обязательно шла от кустарниковых и древесных форм к травянистым однолетникам, поэтому на молодых песчаных или лёссовых пространствах воз-

никали и молодые кустарниковые виды. Примерно то же самое можно сказать и об эволюции рода *Suaeda*.

К наиболее молодым из исследованных нами видов относятся *Salsola richteri* и *Aellenia subaphylla* из солянок, а также *Haloxylon persicum*, в основном приуроченные к песчаным пустыням. Некоторые физиологические особенности этих видов (Вознесенский, 1975) также косвенно указывают на их относительную молодость.

Исследование внутреннего строения выявило у этих видов черты сильной специализации на тканевом и клеточном уровнях. Хотя для всех исследованных представителей рода *Salsola* характерно наличие Kranz-типа строения, но именно у *Salsola richteri* и *Aellenia subaphylla* отмечена редукция гран в хлоропластах обкладки. Наличие пластид такого же типа у однолетней *Salsola kali* (Olesen, 1974) хорошо согласуется с предположением о молодости однолетних видов, причем *S. kali* является представителем галофитных солянок одной из самых молодых секций рода (Бочанцев, 1969).

К наиболее древним линиям эволюции сем. *Chenopodiaceae* относятся такие роды, как *Arthrocnemum* и *Halocnemum* — представители трибы *Salicornieae* подсем. *Cyclolobeae*, а также другие роды из этой же трибы и *Sarcobatus* из трибы *Sarcobatideae*, подсем. *Spirolobeae*. Исследование анатомии у представителей этих родов показало отсутствие у них Kranz-типа анатомии. Вместе с тем исследование анатомического строения некоторых африканских кустарниковых видов солянок, относящихся к древним ветвям семейства, например *Salsola zeyheri* (Moq.) Bunge из секции *Caroxylon* и *Halothamnus bottae* Jaub. et Spach (=*S. bottae* (Jaub. et Spach) Botsch.), а также строения некоторых африканских кустарниковых видов *Suaeda* и *Anabasis* показало наличие у них в листьях или членистых побегах двух хорошо развитых слоев хлоренхимы — палисадного и слоя обкладочных клеток, т. е. они имеют структуру Kranz-типа. Это свидетельствует об относительно древнем образовании данного типа анатомии в некоторых группах семейства.

Рассматривая распространение Kranz-типа строения листа среди злаков, Браун (Brown, 1958), а затем и другие исследователи (Downton, Tregunna, 1968, и др.) пришли к выводу, что данный тип анатомии характерен для эволюционно наиболее продвинутых триб. Таким образом, распространение корончатого типа анатомии среди наиболее продвинутых групп двудольных растений (Evans, 1971), в частности в эволюционно наиболее молодых и специализированных родах или видах сем. *Chenopodiaceae*, соответствует направлению эволюции типа анатомического строения злаков.

После того, как была написана наша статья, мы познакомились с исследованиями австралийских ученых по структуре листа в сем. *Chenopodiaceae* (Carolin et al., 1975). В этой работе приводится большой список видов семейства маревых, у которых уже изучена структура листа, с указанием типа, к которому авторы ее относят. Некоторые из перечисленных нами видов не вошли в эту работу, поэтому мы дали свой список (хотя он и недостаточно полный). На основании огромного материала Каролин с соавторами строят возможную схему эволюции в этом семействе. Нам кажутся интересными их выводы о возможном возврате к более примитивной структуре листа, например у *Sympegma* и одного вида *Salsola*, у которых отсутствует корончатое расположение хлоренхимы в ассимилирующих органах, тогда как у других представителей трибы *Salsoleae* тип анатомии корончатый. Сходная структура листа отмечена нами у *Salsola tamariscifolia* (L.) Cavan, которая по классификации В. П. Бочанцева (1969) входит вместе с описанной *S. webbii* Moq. в подсекцию *Genistoides* секции *Arbuscula*. Эти солянки относятся к одной из молодых ветвей рода, поэтому редукция корончатого строения у них кажется вполне возможной. В связи с этим представляет интерес изучение их физиологии для выяснения типа фотосинтеза.

В заключение выражаю глубокую благодарность моему руководителю М. Ф. Даниловой за большую помощь при написании этой статьи,

В. П. Бочанцеву за ценные консультации по систематике и филогении сем. *Chenopodiaceae*, а также всем сотрудникам лабораторий анатомии и фотосинтеза Ботанического института АН СССР, помогавшим советами при выполнении данной работы.

ЛИТЕРАТУРА

Бочанцев В. П. (1969). Род *Salsola* L. (Состав, история развития и расселения). Реферативн. доклад по опубл. работам, представл. вместо дисс. на соискание учен. степени доктора биол. наук. Л. — Василевская В. К. (1955). Особенности строения афильных ксерофитов (*Haloxylon aphyllum* (Minkw.) Iljin). Изв. АН ТуркмССР, 3. — Вознесенская Е. В. (1974). Анатомические особенности ассимилирующих органов растений пустыни Каракумы. Бот. ж., 59, 8. — Вознесенская Е. В. (1976). Ультраструктура ассимилирующих органов некоторых видов сем. *Chenopodiaceae*. I. Бот. ж., 61, 3. — Вознесенский В. Л. (1975). Максимальные интенсивности фотосинтеза растений Юго-Восточных Каракумов. Бот. ж., 60, 7. — Гедемов Т. (1974). Исследование путей фиксации и метаболизма углекислоты при фотосинтезе у растений Юго-Восточных Каракумов. Автореф. канд. дисс. Л. — Ильин М. М. (1936). *Chenopodiaceae*. Флора СССР, VI. — Пайзиева С. А. (1970). Структурные особенности листьев *Aellenia subaphylla* (C. A. M.) Aellen и развитие проводящего пучка в них. Узб. биол. ж., 6. — Радкевич О. Н. (1934). Материалы по анатомии псаммофитов пустыни Каракумы. В кн.: Хозяйственное освоение пустынь Средней Азии и Казахстана. М.—Ташкент. — Радкевич О. Н., В. К. Василевская. (1933). Анатомическое строение побегов первого года у древесных форм песчаной пустыни Кара-Кумы. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 1, 1. — Халилова Ф. Р. (1969). Анатомическое исследование надземных органов некоторых суккулентных и галофитных видов семейства маревых (*Chenopodiaceae* Less.) Апшерона. Автореф. канд. дисс. Баку. — Björkman O., E. Gauhl. (1969). Carboxydismutase activity in plants with and without β-carboxylation photosynthesis. Planta, 88, 3. — Black R. F. (1954). The leaf anatomy of australian members of the genus *Atriplex*. I. *Atriplex vesicaria* Heward and *A. nummularia* Lindl. Austr. J. Bot., 2, 3. — Brown W. V. (1958). Leaf anatomy in grass systematics. Bot. gaz., 119, 3. — Carolin R. C., S. W. L. Jacobs, M. Vesk. (1975). Leaf structure in *Chenopodiaceae*. Bot. Jahrb. Systematik, Pflanzengeschichte u. Pflanzengeographie, 95, 2. — Caulfield J. B. (1957). Effects of varying the vehicle for OsO_4 in tissue fixation. J. Biophys. Biochem. Cytol., 3, 5. — Downton W. J. S. (1970). Preferential C_4-dicarboxylic acid synthesis, the postillumination CO_2 burst, carboxyl transfer step and grana configuration in plants with C_4-photosynthesis. Canad. J. Bot., 48, 10. — Downton W. J. S. (1971a). Further evidence for two modes of carboxyl transfer in plants with C_4-photosynthesis. Canad. J. Bot., 49, 8. — Downton W. J. S. (1971б). Adaptive and evolutionary aspects of C_4-photosynthesis. In: Photosynthesis and Photorespiration, ed. by M. D. Hatch et al. — Downton W. J. S. (1971в). The chloroplasts and mitochondria of bundle sheath cells in relation to C_4 photosynthesis. In: Photosynthesis and Photorespiration, ed. by M. D. Hatch et al. — Downton W. J. S., T. Bisalputra, E. B. Tregunna. (1969). The distribution and ultrastructure of chloroplasts in leaves differing in photosynthetic carbon metabolism. II. *Atriplex rosea* and *Atriplex hastata* (*Chenopodiaceae*). Canad. J. Bot., 46, 6. — Downton W. J. S., E. B. Tregunna. (1968). Carbon dioxide compensation — its relation to photosynthetic carboxylation reactions, systematics of the *Gramineae*, and leaf anatomy. Canad. J. Bot., 46, 3. — Evans L. T. (1971). Evolutionary, adaptive and environmental aspects of the photosynthetic pathway: assessement. In: Photosynthesis and Photorespiration, ed. by M. D. Hatch et al. — Haberlandt G. (1904). Physiologische Pflanzenanatomie, 3. — Huber S. C., R. Kanai, G. E. Edwards. (1973). Decarboxylation of malate by isolated bundle-sheath cells of certain plants having the C_4-dicarboxylic acid cycle of photosynthesis. Planta, 113, 1. — Kagawa T., M. D. Hatch. (1975). Mitochondria as a site of C_4 acid decarboxylation in C_4-pathway photosynthesis. Arch. Biochem. Biophys., 167, 2. — Khatib A. (1959). Contribution a l'étude systématique, phylogénique et écologique des Chénopodiacées de la Syrie; «essai d'anatomie comparée». Memoire... Damas. — Laetsch W. M. (1968). Chloroplast specialisation in dicotyledons possesing the C_4-dicarboxylic acid pathway of photosynthetic CO_2 fixation. Amer. J. Bot., 55, 8. — Laetsch W. M. (1969). Relationship between chloroplast structure and photosynthetic carbon-fixation pathways. Sci. Progr., 57, 227. — Laetsch W. M. (1971). Chloroplast structural relationships in leaves of C_4 plants. In: Photosynthesis and Photorespiration, ed. by M. D. Hatch et al. — Monteil P. (1906). Anatomie comparée de la feuille des Chénopodiacées. Thèse... Lons-le—Saunier. — Moser H. (1935). Untersuchungen über die Blattstructur von *Atriplex*-Arten und ihre Beziehungen zur Systematik. Beich. Bot. Cblt., 52B — Olesen P. (1974). Leaf anatomy and ultrastructure of chloroplasts in *Salsola kali* L. as related to the C_4-pathway of photosynthesis. Bot. Notiser, 127, 3. — Osmond C. B. (1970). C_4 photosynthesis in the *Chenopodiaceae*. Zeitschr. Pflanzenphysiol., 62, 1. — Osmond C. B., J. H. Troughton, D. J. Goodchild. (1969). Physiological, biochemical and structural studies of photosynthesis and photorespiration in two species of *Atriplex*. Zeitschr. Pflanzenphysiol., 61, 3. — Salema R., J. Brandao. (1973). The use of pipes buffer in the fixation of plant

cells for electron microscopy. J. Submicroscop. Cytol., 5, 1. — Sankhla N., H. Ziegler, O. P. Vyas, W. Stichler, P. Trimborn. (1975). Eco-physiological studies on Indian arid zone plants. V. A screening of some species for the C_4-pathway of photosynthetic CO_2-fixation. Oecologia, 21, 2. — Shomer-Ilan A., S. Beer, Y. Waisel. (1975). *Suaeda monoica*, a C_4 plant without typical bundle sheaths. Plant Physiol., 56, 5. — Tregunna E. B., W. J. S. Downton. (1967). Carbon dioxide compensation in members of the *Amaranthaceae* and some related families. Canad. J. Bot., 45, 12. — Troughton J. H., K. A. Card. (1974). Leaf anatomy of *Atriplex buchananii*. New Zealand J. Bot., 12, 2. — Ulbrich E. (1934). *Chenopodiaceae*. In: A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien, 16C. — Warming E. (1897). Halophytstudier. — Welkie G. W., M. Caldwell. (1970). Leaf anatomy of species in some dicotyledon families as related to the C_3 and C_4 pathways of carbon fixation. Canad. J. Bot., 48, 12.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 9 IV 1976.

SUMMARY

The ultrastructure of *Salsola richteri* Karel. and *Suaeda microphylla* Pall. (*Chenopodiaceae*) was studied. These and earlier investigated species of this family possessing the Kranz-type of anatomy of assimilating organs are subdivided in two groups on the basis of the structure of cell walls, chloroplasts and mitochondria in sheath cells. Distribution of this type of anatomy in this family was considered. It was concluded that the development of Kranz-type of anatomy is confined to the more advanced tribes and species. The comparison of fine structure of assimilating organs of examined species shows that the youngest and most specialized species undergo specific changes of internal structure, especially the reduction of grana in sheath chloroplasts.

УДК 581.4 : 581.331.2 : 582.671.16 (47)

Л. А. Куприянова

МОРФОЛОГИЯ ПЫЛЬЦЫ ВИДОВ *NYMPHAEA* ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР

L. A. KUPRIANOVA. THE POLLEN MORPHOLOGY OF SOME SPECIES OF *NYMPHAEA* FROM THE EUROPEAN PART OF THE U. S. S. R.

На основании изучения пыльцы 5 видов *Nymphaea* со световым и сканирующим электронным микроскопом сделан вывод о возможности определения этих видов по особенностям морфологического строения их пыльцевых зерен, а также установления их гибридных форм. Обнаружен своеобразный микрорудимент — вилочка (furcilla), состоящая из нескольких слившихся тонких нитей, разветвленных вилообразно в верхней части. Вилочка как бы поддерживает крышечку. Подобные образования были описаны у пыльцы ископаемых голосеменных.

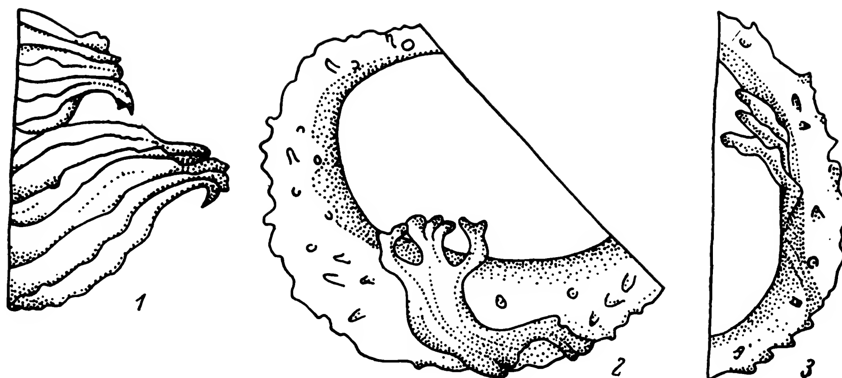
Систематика видов *Nymphaea* недостаточно разработана. Особенно неясно систематическое положение мелкоцветковых видов — *N. tetragona*, *N. minoriflora* и *N. fennica*. Существование гибридов между видами нарушает четкость видовых границ. Например, *N. alba* и *N. candida* в средней полосе европейской части СССР трудно различимы, тогда как пыльцевые зерна их сохраняют большую стабильность и хорошо различаются. Чтобы разобраться в систематике этого рода, требуется изучение видов в природе, нужны многочисленные сборы, анатомические, цитологические и палинологические исследования. Пыльца видов нимфей своеобразная, изучение ее может оказать существенную помощь в определении видов и в выявлении гибридных форм.

Род *Nymphaea* — один из древнейших родов цветковых растений. Ископаемые остатки его известны с верхнего мела. Пыльца *Nymphaea* широко распространена в третичных отложениях Евразии. Недавно К. Л. Любомирова (1967), изучив 150 пыльцевых зерен из олигоценовых отложений севера Западно-Сибирской низменности, описала новый вид *N. polymorpha*. Она иллюстрировала находки микрофотографиями и рисунками, сравнив свой новый вид с тропической африканско-азиатской *N. stellata*.

Пыльцевые зерна *Nymphaea* являются одними из наиболее своеобразных по морфологии. Пыльца этого рода состоит из двух полушарий, соединенных тонкой круговой мембраной. Большей частью мембрана сдвинута на дистальную полусферу, но у пыльцы некоторых видов мембрана проходит по экватору и делит пыльцевые зерна на два равных полушария.

Дистальную часть, отделенную мембраной, большей частью называют крышечкой, тем более что она открывается при набухании пыльцевого зерна, при ацетолизной обработке или фоссилизации (табл. I, *8*, см. вклейку).

Вопрос о том, к какому апертурному типу следует относить апертуру нимфей, обсуждался не раз и остается до сих пор дискуссионным. Часть палинологов (Erdtman, 1952; Снигиревская, 1955; Ikuse, 1956; Walker, 1974, и др.) рассматривают апертуру *Nymphaea* как 1-бороздную, зонально-бороздную или опоясанно-бороздную; они считают местом



Пучки слившихся нитей, скрепляющих диады пыльцевых зерен ископаемых голосеменных, и сходные с ними микрорудименты у пыльцы *Nymphaea*.

1 — два пучка нитей *Dicheiropollis etruscus* Trev., ×6000; *2*, *3* — вилочка (furcilla) у пыльцы *Nymphaea minoriflora* (Simonk.) Wissjul., ×2400.

прорастания пыльцевой трубки тонкую мембрану, отделяющую дистальную крышечку от общей поверхности экзины. Другие (Wodehouse, 1935; Агабабян, 1973) апертурой считают всю округлую, плоскую или вогнутую дистальную часть с крышечкой, а местом прорастания — площадь под ней. Прорастание происходит при открывании крышечки. Тонкую опоясывающую мембрану Агабабян рассматривает только в качестве гармомегата. Близкая к этой точка зрения приводится и в работе шведских палинологов (Erdtman et al., 1961), которые апертуру *Nymphaea* называют порой, закрытой крупной крышечкой.

Изучая пыльцу нимфеи со сканирующим микроскопом (СЭМ), мы обратили внимание на то, что на краю проксимальной полусферы *Nymphaea minoriflora* прикреплена небольшая вилочка (furcilla). Она состоит из нескольких слившихся в основании тонких нитей, разветвленных вилообразно в верхней части (см. рисунок). Длина вилочки около 22.0 мкм. Разветвленной частью вилочка захватывает край крышечки (табл. II, *8*, см. вклейку). Подобные образования у нимфей встречаются не всегда и, по-видимому, являются микрорудиментами. Такая же вилочка видна на микрофотографии пыльцы нимфеи в работе Уолкера, оставшаяся им незамеченной (Walker, 1974, fig. 22).

Образования, сходные с обнаруженными нами у нимфей, были найдены Тревисаном (Trevisan, 1973) у ископаемых пыльцевых зерен нижнемелового возраста из морских отложений южной Тосканы. Ископаемые пыльцевые зерна, как пишет автор, соединены попарно пучками слившихся нитей. Связанные пучками нитей диады Тревисан описал как три родственных ископаемых рода — *Classopollis*, *Dicheropollis* и *Exesipollenites*, принадлежащих голосеменным и сближаемых с *Araucariaceae*.

Возможно, что пучки слившихся нитей, подобные описанным Тревисаном, в прошлом были более распространенным явлением и служили для скрепления пыльцевых зерен в диады и тетрады. Нахождение рудиментарной вилки у пыльцы нимфеи свидетельствует о древности этого рода. Возникает несколько парадоксальный вопрос: не указывает ли наличие вилки у пыльцевых зерен нимфей на то, что зерна эти представляют собой редуцированные диады?

Исследование с помощью СЭМ показало, что покров пыльцевых зерен *N. candida* имеет перфорации различных очертаний и крупные полушаровидные бугры, тогда как покров зерен *N. fennica* и *N. minoriflora* не имеет перфораций. Скульптура пыльцы *N. fennica* коническо-бугорчатая, на крышечке бугорки более мелкие. Скульптура пыльцы *N. minoriflora* на крышечке совершенно отсутствует, или имеется несколько мелких бугорков, тогда как на общей поверхности зерна она разнообразная — вокруг крышечки ворсинковидная, на проксимальной стороне округло-

мелкобугорчатая; имеются также палочковидные и грибовидные бугорки (табл. II, *7*).

Электронные микрофотографии сделаны в Лаборатории сканирующей электронной микроскопии Отдела высших растений Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР.

Род *Nymphaea* L. — Кувшинка

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН ВИДОВ

1. Пыльцевые зерна в полярной проекции округлые, большей частью с длинными и редкими ворсинкоподобными или бугорчатыми выростами, крышечка с малозаметной плоскобугорчатой скульптурой 2
— Пыльцевые зерна в полярной проекции широкоэллиптические, эллиптические или узкоэллиптические. Скульптура на крышечке слабо заметная, плоско- или очень мелкобугорчатая или более крупнобугорчатая, сходная со скульптурой общей поверхности экзины 4
2. Поверхность экзины на дистальной стороне или на дистальной и проксимальной с длинными ворсинковидными выростами; бугорки на крышечке плоские или крышечка почти гладкая (мелкая бугорчатость видна только в СЭМ) 3
— Поверхность экзины на дистальной и проксимальной сторонах с крупной, округло-бугорчатой скульптурой; бугорки на крышечке плоские, с извилистыми краями . . . . *N. candida*
3. Шипы на дистальной и проксимальной сторонах длинные, изогнутые, ворсинковидные, 3.6—4.0 (7.2) мкм дл., чередуются с более короткими грибовидными или столбиковидными выростами; крышечка с плоскобугорчатой скульптурой, бугорки ровного, угловатого очертания . . . . *N. alba*
— Шипы на дистальной стороне, вокруг крышечки недлинные, тонкие, изогнутые, 1.7—2.0 мкм дл., ворсинковидные, на проксимальной — короткие округло-бугорчатые, палочковидные; бугорки на крышечке незаметные . . . . *N. minoriflora*
4. Очертание пыльцевых зерен в полярной проекции узкоэллиптическое, по краю крышечки скульптура слабозаметная, бугорчатая, бугорки плоские, округлые, с извилистым краем; в центре крышечки бугорки редкие, мелкие; на общей поверхности скульптура мелкогустобугорчатая, бугорки различной формы, заостренные . . . . *N. fennica*
— Очертание пыльцевых зерен в полярной проекции эллиптическое или более или менее широкоэллиптическое; скульптура на крышечке и на общей поверхности округло-бугорчатая, бугорки плоские, более или менее одинаковые, густо расположенные . . . . *N. tetragona*

N. alba L. — К. белая

(табл. 1, *13*, *13*)

Пыльцевые зерна 1-апертурные, полушаровидные; в очертании с полюса округлые, с экватора — плоско-выпуклые; полярная ось 28.8—30.6, экваториальный диаметр 32.4—36.0 (39.6) мкм. Апертура округлая, занимающая почти всю дистальную сторону, 30.6 мкм в поперечнике, покрыта округлой крышечкой, соединенной с общей поверхностью перемычкой с плоскими, ровно очерченными бугорками, крупными по краям крышечки и мелкими, округлыми, 1.7—2.0 мкм в центре. Экзина трехслойная, 2.0 мкм (без шипов); скульптура на общей поверхности шиповатая, шипы расставленные, разные, большей частью длинные, в виде ворсинок, на верхушке притупленные, тонкие, изогнутые, почти не расширен-

ные в основании; длинные шипы, 3.6—4.0 (7.2) мкм, иногда чередуются с короткими, грибовидными или столбиковидными, расстояние между шипами 3.4—9.5 мкм; мэкзина бурая, около 1.5 мкм, нэкзина тонкая светлая. Цвет зерен зеленовато-желтый.

Исследованные образцы. Ленинградская обл., Лужский р-н, Снигиревская, инв. № 7238; Херсон, 1902, Пачоский; Латвийская ССР, Валмиерский район, 1964, Куприянова, Алешина (определен как *N. candida*); Лужский район, Островно, 1971, № 189, Цвелев.

Эколого-географическая характеристика. Травянистые многолетники, растут в озерах и медленно текущих водах. Почти все районы европ. ч. СССР, чаще на юге.

Примечание. Виды *N. alba* и *N. candida* трудно различимы, но по пыльце они хорошо различаются (см. таблицу).

Вид	Очертание пыльцевых зерен в полярной проекции	Длина и ширина пыльцевых зерен в полярной проекции	Длина шипов и бугров	Длина бугров на крышечке
		мкм		
N. alba	Округлое	36.0—39.6	Шипы длинные, до 7.2	С ровными краями, 7.2
N. candida	Округлое или широкоэллиптическое	42.5—47.6	Бугры, 1.7—2.0	С извилистыми краями, 8.5—10.2

Систематики неоднократно отмечали гибридные формы между *N. alba* и *N. candida*. Пыльца гибридов бывает в значительной мере деформирована; наряду с мелкобугорчатой скульптурой, присущей пыльцевым зернам *N. candida*, у них можно видеть одиночные длинные ворсинковидные шипы, характерные для зерен *N. alba*.

N. candida J. Presl — К. чистобелая

(табл. I, *12*, *15*; табл. II, *1—3*)

Пыльцевые зерна 1-апертурные, полушаровидные или почти полушаровидные, с полюса в очертании широкоовальные, с экватора — плосковыпуклые (полукруглые); полярная ось 32.4—42.5, большой экваториальный диаметр 46.8—47.6, малый — 42.5 мкм. Апертура эллиптическая, занимающая почти всю дистальную сторону, 39.6 мкм дл. и 28.8 мкм шир., крышечка эллиптическая с плоскими бугорками, по краям расположены крупные бугорки, 8.5—10.2 мкм в наибольшем диаметре, довольно высокие — 2.5 мкм выс., с извилистым контуром, в центре крышечки бугорки мелкие, 1.7 мкм выс., округлые; крышечка отделена от общей поверхности экзины узкой полосой тонкой и гладкой мембраны. Экзина трехслойная, 2.0 мкм (без шипов), с разнообразными невысокими бугорками, большинство из них полушаровидные, 1.0—1.7 (2.0) мкм выс., расстояние между бугорками — 1.7—3.4 мкм; мэкзина бурая, 1.0 мкм, нэкзина светлая, тонкая. Цвет зерен буровато-желтый.

Исследованные образцы. Бывш. Кашинский уезд, оз. Дымовка, 1913, Ильинский (определены как *N. alba*); 1897, Залесский (определены как *N. alba*); Ленинградская обл., Ломоносовский р-н, р. Коваши, 1964, № 116, Цвелев; Харьковская обл., Сев. Донец, 1957, Цвелев.

Эколого-географическая характеристика. Травянистые многолетники, растут в прудах, в заводях рек. Все районы европ. ч. СССР, чаще на севере.

Примечание. Снигиревская (1955), исследовавшая пыльцу этого вида из Ленинградской области, отметила, что наряду с зернами обычного размера встречаются зерна очень мелкие, всего лишь 11.0—17.0 мкм.

N. fennica Mela — К. финская

(табл. I, *1—3*; табл. II, *4*, *5*)

Пыльцевые зерна 1-апертурные, полуэллипсоидальные; в очертании с полюса узкоэллиптические; полярная ось 25.2, большой экваториальный диаметр 36.0—32 (46.8), малый — 25.0 мкм. Апертура эллиптическая, 32.4 мкм дл. и 21.6—30.6 мкм шир.; крышечка эллиптическая, со слабо заметными плоскими бугорками, с извилистыми краями, расположенными по ее краю; в центре бугорки редко разбросанные, очень мелкие. Экзина 1.7 мкм, выглядит двухслойной; скульптура мелкобугорчатая, бугорки низкие, не более 0.5 мкм выс. различной формы, большей частью конические, густо расположенные, очень редко среди мелких конических бугорков встречаются палочковидные. Цвет зерен светлый, зеленовато-серый.

Исследованные образцы. Tav. Tammela, Salostenjarvi, 1900, Collin.

Эколого-географическая характеристика. Травянистые многолетники, растут в озерах и мелких водоемах с холодной водой в Финляндии и, по-видимому, в Кар.-Лапл. р-не.

Примечание. Пыльца этого вида резко отличается от *N. alba* и *N. candida*, имеет некоторое сходство с пыльцой типичной *N. tetragona*. Различия между *N. fennica* и *N. tetragona* заключаются главным образом в несколько больших размерах пыльцевых зерен и более продолговатой их форме у первого вида.

N. minoriflora (Simonk.) Wissjul. — К. мелкоцветковая

(табл. I, *10*, *11*; табл. II, *6—8*)

Пыльцевые зерна 1-апертурные, полушаровидные; в очертании с полюса округлые, с экватора — плоско-выпуклые; полярная ось 28.8—30.6, экваториальный диаметр — 32.4—36.0 мкм. Апертура округлая, 21.6—27.8 мкм в диам., с округлой крышечкой, соединенной с общей поверхностью перемычкой; скульптура на крышечке почти полностью отсутствует или имеются едва заметные очень мелкие, округлые бугорки. Экзина 2.0 мкм толщины (без шипов), трехслойная, слои при иммерсии трудно различимы; скульптура на общей поверхности короткошиповатая, шипы на дистальной стороне ворсинковидные, 1.7—2.0 мкм дл., изогнутые, различной длины, на проксимальной — скульптура мелкобугорчатая, иногда встречаются грибовидные и палочковидные выросты, густо, но неравномерно расположенные; мэкзина тонкая, нэкзина едва заметная. Цвет зерен желтовато-коричневый.

Исследованные образцы. Черновицкая обл., р. Десна, 1964, Котов.

Эколого-географическая характеристика. Многолетние водные растения, обитают в стоячих водах, в Полесье и в северной части лесостепи.

Примечание. *N. minoriflora* близок к *N. alba*; отличается мелкими цветками, распространен на западе Украины и на юге Западной Европы.

N. tetragona Georgi — К. четырехугольная

(табл. I, *4—9*)

Пыльцевые зерна 1-апертурные, полуэллипсоидальные, в очертании с полюса эллиптические, с экватора — плоско-выпуклые; полярная ось 25.2, большой экваториальный диаметр 32.4—43.2, малый — 28.8 мкм. Апертура эллиптическая, 28.8—32.4 (36.0) мкм дл., 18.0—21.6 мкм шир.; крышечка продолговато-эллиптическая с плоской, округло-бугорчатой скульптурой, сходной со скульптурой общей поверхности. Экзина тонкая, 1.7 мкм толщины, выглядит при иммерсии двуслойной; скульптура мелко-

и густобугорчатая, бугорки низкие, с плоским округлым основанием, не более 0.8 мкм в поперечнике. Цвет зерен светлый, зеленоватый.

Исследованные образцы. Оленекский р-н, р. Долдын, 1956, Лукичева, Загребина; Псковская обл., 1965, Шухободский; Ленинградская обл., Сосновский р-н, Лемболово, 1962, Цвелев (определен как *N. pumila*); Казахстан, Павлодарская обл., пойма Иртыша, 1955, № 1730, Цвелев.

Эколого-географическая характеристика. Травянистые многолетники, в озерах, в заводях рек и особенно часто в старицах. Во «Флоре СССР» этот вид указан для европейской части СССР — в районах Кар.-Лапл., Дв.-Печ. и Волж.-Кам., где встречается спорадически. Наиболее южное местонахождение — Горьковская обл., Ветлужский р-н. Вид описан с берегов р. Лены, характерен для Сибири, растет и на Дальнем Востоке. За пределами СССР распространен в Северной Америке, Японии, Китае и Индо-Гималайском районе.

Примечание. Систематика *N. tetragona* еще недостаточно выяснена. Исследованные нами пыльцевые зерна растений, определенных как *N. tetragona* из Ленинградской и Псковской областей, в отличие от типичных сибирских имеют в полярной проекции почти округлое очертание, более крупные и иной формы бугорки на крышечке и общей поверхности, а также большие размеры. Известны гибриды между *N. tetragona* и *N. candida*; гибридизация сказывается и на скульптуре пыльцевых зерен. Особенно резко отличается пыльца *N. tetragona* из Казахстана. Пыльцевые зерна казахстанских растений более крупные и имеют своеобразную плоскобугорчатую скульптуру, одинаковую как на крышечке, так и на общей поверхности. У пыльцевых зерен после ацетолизной обработки крышечка отогнута, и они становятся похожими на зерна *Taxodiaceae* и *Cupressaceae*.

ЛИТЕРАТУРА

Агабабян В. Ш. (1973). Пыльца примитивных покрытосеменных : 89—91, 96—97. — Куприянова Л. А. (1948). Морфология пыльцы однодольных растений (материалы к филогении класса). Тр. БИН АН СССР, сер. I. Флора и сист. высш. раст., 7 : 163—262. — Любомирова К. Л. (1967). Пыльца *Nelumbo* и некоторых *Nymphaeaceae* из олигоцена Западно-Сибирской низменности. Палеобот. ж., 3 : 89—95. — Мейер Н. Р. (1964). Палинологические исследования семейства нимфейных. Бот. ж., 49, 10 : 1421—1429. — Снигиревская Н. С. (1955). К морфологии пыльцы *Nymphaeales*. Бот. ж., 11, 1 : 108—115. — Erdtman G. (1952). Pollen morphology and plant taxonomy Angiosperms. — Erdtman G., B. Berglund, J. Praglowski. (1961). An introduction to a Scandinavian Pollen Flora. — Ikuse M. (1956). Pollen grains of Japan. — Trevisan L. (1973). Peculiar structures connecting fossil pollen grains in Pairs (Lower cretaceous sediments of southern Tuscany, Italy). В кн.: Морфология и систематика ископаемых спор и пыльцы. Матер. научн. съездов и конференций: 28—31. — Tseng-Chieng Huang. (1972). Pollen Flora of Taiwan. Nat. Taiwan Univ. Bot. Depart. Press : 173. — Ueno J., S. Kitaguchi. (1961). On the fine structure of the pollen walls of *Angiospermae*. 1. *Nymphaeaceae*. J. Biol. Osaka City Univ., 12 : 83—90. — Walker J. (1974). Evolution of exine structure in the pollen of primitive Angiosperms. Amer. J. Bot., 61, 8 : 891—902. — Wodehouse R. P. (1935). Pollen grains.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 7 V 1976.

SUMMARY

Pollen morphology of 5 species of *Nymphaea* was investigated with the aid of light and scanning microscopes. Possibility of separating species on the basis of peculiarity of pollen morphology and detection of hybrid forms was proved. A unique microrudiment — furcilla, of several adjoining thin threads apically branched was found. Furcilla probably supports the operculum. Similar structures were described in pollen of fossil gymnosperms.

УДК 93/99 : 581.9 (235.33) (571.65)

А. П. Хохряков

РЕЛИКТОВЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ ФЛОРЫ КОЛЫМСКОГО НАГОРЬЯ И ПРИЛЕЖАЩЕЙ ЧАСТИ ОХОТИИ В ПРЕДЕЛАХ МАГАДАНСКОЙ ОБЛАСТИ

A. P. KHOKHRYAKOV. RELICT ELEMENTS OF THE FLORA OF KOLYMA ELEVATION AND ADJOINING PART OF OKHOTIA WITHIN THE LIMITS OF MAGADAN REGION

Реликтовая флора Колымского нагорья и прилежащей части Охотии рассматривается как производное трех основных флористических комплексов: 1) мезофитного микротермного арктотретичного, развивавшегося автохтонно в течение всего третичного периода; 2) ксерофитного микротермного центральноазиатского и южносибирского происхождения, появившегося в центральных районах Колымского нагорья в середине или конце плиоцена; 3) гекистотермного арктического, сформировавшегося в Арктике в конце плиоцена—начале плейстоцена и получившего наибольшее распространение во время ледниковых периодов. Реликтовые производные каждого комплекса делятся на группы согласно их современной экологии в рассматриваемой области. Арктические реликты сосредточены в основном в прибрежных районах (кроме водных растений, приуроченных в основном к долине р. Колымы), ксерофитные реликты — в континентальных районах, арктические — в высокогорьях колымско-охотского водораздела и в меньшей степени (главным образом кальцефилы) — в отрогах хребта Черского.

Третичный и четвертичный периоды на северо-востоке Азии были эпохой непрерывного изменения ее растительного покрова. По последним данным (Северный Ледовитый океан. . ., 1970; Берингийская суша. . ., 1973, и др.), заключалось оно в следующем: первая половина третичного периода было временем господства хвойно-широколиственных лесов умеренного типа богатого флористического состава. С середины третичного периода началось их постепенное и неуклонное обеднение, увеличение в составе древесного яруса лесов роли темнохвойных, а затем и светлохвойных пород. К концу третичного периода в пыльцевых спектрах отмечается повышение роли полыней и маревых, что свидетельствует о появлении и распространении флор ксерофитного типа, особенно интенсивном на северо-востоке Якутии. В конце третичного—начале четвертичного периода происходило зарождение арктической флоры. Наибольшую территорию она занимала во время ледниковых периодов.

Исходя из изложенного, можно ожидать существование на северо-востоке Азии трех основных групп реликтов: 1) «арктотретичной» (тургайской, или флоры гингко), развивавшейся здесь же непрерывно в течение нескольких миллионов лет; 2) ксерофитной, связанной со временем наибольшего распространения ксерофитных флор, мигрировавших на крайний северо-восток Азии с соседних территорий; 3) арктической, наиболее молодой, для которой часть территории северо-востока Азии была местом формирования. И действительно, анализ видов с реликтовыми типами ареалов на исследованной территории (южная часть Магаданской области, занимающая Колымское нагорье, и прилежащая часть охотского побережья), их экологии и родственных связей показывает, что мы имеем здесь дело с тремя крупными группами реликтов: 1) мезофитная микро-

термная, тесно связанная с флорой территорий, лежащих от исследованной нами к югу, главным образом с флорой «дальневосточного» (восточноазиатского) типа; 2) ксерофитная микротермная, являющаяся составной частью современных степных и нагорно-ксерофитных флор северо-восточной Якутии; 3) гекистотермная арктическая и арктоальпийская, тесно связанная в первую очередь с современной арктической флорой Чукотки. Рассмотрим подробнее каждую из этих групп в отдельности.

I. Арктотретичные (тургайские) реликты

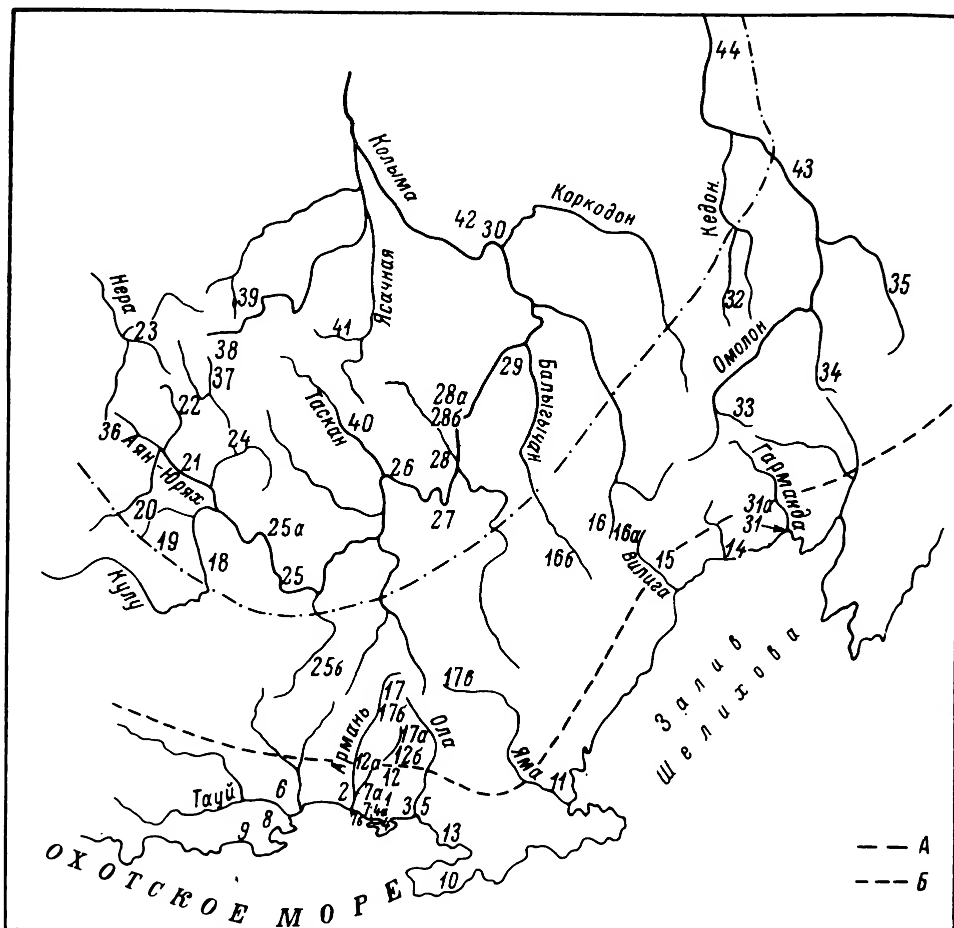
Арктотретичная флора вследствие обширности занимаемого ею пространства и длительности существования была, естественно, весьма неоднородным образованием. Она слагалась разнообразными лесными, луговыми, субальпийскими и другими формациями. Можно поэтому ожидать, что и реликты ее связаны с различными формациями современного растительного покрова.

Исходя из современной эколого-ценотической приуроченности реликтов, их можно разбить на следующие подгруппы: 1) реликты среди пойменной растительности — в долинных лесах и ерниках; 2) обитающие главным образом в каменноберезняках, а отчасти в ольховниках и кедровостланниках; 3) растущие по щебнистым приморским склонам; 4) водные; 5) прибрежно-болотные; 6) приручьевые; 7) альпийско-луговые и горнотундровые; 8) растения щебнистых сухих высокогорных плато и склонов; 9) растения олиготрофных болот. Ниже перечислению каждой группы реликтов предпосылается краткая характеристика заключающих их формаций с указанием основного набора нереликтовых видов.

1. Пойменная лесная растительность (главным образом тополевники и чозенники) в наибольшей степени сохранила «неморальный» (дубравный) облик, унаследованный ею, очевидно, от неморальной стадии развития арктотретичной флоры. В наиболее полном виде он проявляется весной, во время цветения довольно красочного лесного разнотравья, в составе которого выделяются виды, близкие или идентичные видам европейских и южносибирских смешанных лесов, как например *Majanthemum bifolium*, *Luzula rufescens*, *Carex pallida* (сходна по жизненной форме с *C. contigua* и *C. muricata*), *Rununculus monophyllus*, *Viola repens*, *Trientalis europaeus*.

Среди довольно плотного кустарникового яруса также есть элементы евразиатских смешанных лесов — черемуха, рябина, шиповник иглистый, ольховник, представленные расами, идентичными или очень близкими евразийским. Такие элементы встречаются и среди пойменного разнотравья, представителями которого являются канареечник, недотрога (преимущественно приморские районы), крапива узколистная. Однако и среди кустарников, и среди трав есть и типично «сибирские» и «дальневосточные» элементы: *Rosa amblyotis*, *Sorbus sambucifolia*, *Lonicera edulis*, *Stellaria radians*, *Aruncus kamtschaticus*, *Filipendula palmata* (все — в приморских районах), *Ribes triste*, *Spiraea stevenii*, *S. salicifolia*, *Cacalia hastata*, многочисленные виды ив (во всех районах), *Ribes dikuscha*, *Spiraea media*, *Cornus alba*, *Veronica longifolia* (преимущественно в континентальных районах). Представители приморской или континентальной групп могут встретиться на исследованной нами территории далеко за пределами основной области своего распространения, и в этом случае многие такие местообитания носят, вероятно, реликтовый характер. Но в данной работе я буду считать реликтами только виды, встречающиеся в нашей области в изолированных местонахождениях, далеко отстоящих от основной части их ареала, которая располагается далеко за пределами нашей области. К таковым из состава флоры пойменных лесов и ерников, я отношу: *Matteuccia strutiopteris* — *6*;[1] *Picea obovata* — *11*; *Melica nutans* — *1*, *14*; *Lilium dauricum* — *2*; *Plathanthera oligantha* — *3*, *21*, *26*; *Alnus hirsuta* — *6*, *11*;

[1] Цифры обозначают номера пунктов местонахождений, указанных на карте.



Пункты сбора растений, указываемые в тексте.

1 — Снежная долина; *2* — Армань; *3* — Ола; *4* — Марчекан; *4а* — сев. берег бухты Нагаева; *5* — Атарган; *6* — Талон; *7* — бухта Оксы, *7а* — верховья Окса, *7б* — остров Недоразумения; *8* — Мотыклейка; *9* — бухта Шельтинга; *10* — п-ов Кони; *11* — нижнее течение р. Ямы; *12* — аэропорт «Сокол»; *12а* — Сплавная; *12б* — Хасын; *13* — сев. берег залива Одян; *14* — Таватум; *15* — Меренга; *16* — Омсукчан, *16а* — Галимый; *16б* — Верхний Балыгычан; *17* — Ольское плато; *17а* — верховья р. Олы; *17б* — перевал Гусакова; *17в* — Эликчан (верховья р. Ямы); *18* — Кулу-Стоковое; *19* — Хеникенджа; *20* — пос. им. М. Расковой; *21* — Аян-Юрях; *22* — Мяунджа; *23* — Делянкир; *24* — Сусуман; *25* — Агробаза; *25а* — Оратук; *25б* — Усть-Омчуг; *26* — Усть-Таскан; *27* — Топографический; *28* — Сеймчан; *28а* — «Замковый» — место в 70 км от Сеймчана ниже по Колыме, *28б* — прииск им. Лазо; *29* — Балыгычан; *30* — Коркодон; *31* — Северо-Эвенск; *31а* — Гарманда; *32* — Кедон; *33* — Хадаранджа; *34* — Ауланджа; *35* — Кегали; *36* — Адыгалах; *37* — Бурmegandья; *38* — оз. Малык и хребет Чьорго; *39* — оз. Дарпир; *40* — среднее течение р. Таскан; *41* — р. Субкандья, левый приток р. Ясачной; *42* — Глухариный; *43* — Омолон; *44* — Омолонский стационар ИБПС.
А — граница приморского района, *Б* — граница приколымского района.

Anemone dichotoma — *5*, *6*; *Clematis fusca* — *11*; *Arabis maximoviczii* — *1*, *6*, *12*; *Ribes pauciflorum* — *25*, *29*; *Viola mauritii* — *15*, *26*, *29*; *V. selkirkii* — *1*, *3*, *4a*, *12*; *Aegopodium alpestre* — *16*; *Veronica serpyllifolia* — *10*; *V. tenella* — *11*; *Galium dauricum* — *6*, *29*, *44*; *Lonicera chamissoi* — *10*, *11*; *Senecio cannabifolius* — *7*, *10*, *11* (см. рисунок).

2. Каменноберезняки представляют собой обычное явление в районе охотского побережья, занимая в основном каменистые склоны, обращенные к морю, с достаточным проточным увлажнением. Каменная береза растет обычно в смеси с лиственницей, не образуя сомкнутого полога, поодиночке или небольшими группами. Более или менее сомкнутый ярус в каменноберезняках, особенно в месте выхода ключей, образует ольховник, а там, где суше, — кедровый стланник.

Наиболее широко каменноберезняки распространены вдоль охотского побережья, на север до мыса Вилигинского.

Отдельные изолированные рощи встречаются на расстоянии до 150 км от побережья и всегда приурочены здесь к крутым склонам речных долин уже на довольно высоком гипсометрическом уровне. Ольховник и кедровый стланик распространены по всей территории северо-востока Сибири, исключая Арктику, но все же нигде не образуют таких мощных и высокорослых зарослей, как в приморской полосе, где им в наибольшей степени присуща роль ценозообразователей.

В приморской полосе каменная береза довольно часто растет и в речных долинах, где обычен ольховник и несколько реже встречается кедровый стланик. Поэтому отграничение флористических комплексов каменноберезняков, ольховников и кедровостланников, с одной стороны, и пойменных лесов, с другой — представляет известные трудности. Кустарниковыми спутниками склоновых каменноберезняков являются обычные виды лесных пойм и ерников (кроме черемухи, сибирской рябины и ив) — спирея Стевена, рябина бузинолистная, смородина печальная, жимолость съедобная, а также рододендрон золотистый, филлодоце; более редка березка Миддендорфа.

Нижний ярус более своеобразен. Здесь обычны зеленые коврики мхов, много плаунов и папоротников, которые в поймах несравненно более редки. Это — *Lycopodium annotinum*, *L. complanatum*, *Dryopteris austriaca*, *D. phegopteris*.

Из цветковых растений в качестве спутников каменноберезняков и тенистых высокорослых ольховников необходимо отметить следующие виды: *Deschampsia flexuosa*, *Carex falcata*, *Stellaria fenzlii*, *Coptis trifolia*, *Cornus suetica*, *Rubus arcticus*. На освещенных местах, среди камней, растут *Veratrum oxysepalum*, *Trollius membranostylis*, *Primula cuneifolia*. Для тенистых сыроватых скал специфичны: *Cystopteris filix-fragilis* и *C. dickieana*.

Каменноберезняки, а отчасти ольховники и кедровостланники у нас — наследники целого ряда формаций арктотретичных плакорных лесов. Они служат убежищем реликтов как широколиственных, так и темнохвойных лесов, о чем свидетельствует приводимый ниже список: *Woodsia intermedia — 4*; *Dryopteris linnaeana — 1, 6, 9—11, 14*; *Athyrium crenatum — 5, 9, 27; A. filix-femina — 4, 6, 9, 10, 13*; *A. alpestre — 10*; *Cryptogramma stelleri — 18, 21—23; Pteridium aquilinum — 10; Polypodium virginianum — 7*; *Botrychium robustum — 8*; *Lycopodium selago — 4, 10, 11*; *Equisetum komarovii* Iljin — *1, 4, 6, 7, 10, 11*; *Cinna latifolia* (Trev.) Griseb. — *2, 6*; *Vahlodea flexuosa* Ohwi — *10*; *Carex augustinowiczii — 10*; *Majanthemum dilatatum — 6, 9, 10*; *Streptopus amplexifolius — 10*; *Anemone debilis — 1*; *Trautvetteria japonica — 6*; *Circaea alpina — 14*; *Pirola minor — 1, 9, 10, 12*; *Ramischia secunda — 13, 17*; *Campanula punctata — 4*.

3. Специфическая и весьма пестрая флора, которая непосредственно соседствует с каменноберезняками на более или менее крутых склонах, присуща щебнистым и скалистым приморским обрывам, то сухим, то влажным в зависимости от близости ключей. Здесь обычны и виды относительно сухих местообитаний вроде сон-травы и тимьянов; сюда проникают также и растения, характерные для приморских галечников: *Lathyrus maritimus* и *Chrysanthemum arcticum*. Наиболее типичны для приморских скал и осыпей растущие только тут *Poa almasovii*, *Stellaria ruscifolia*, *Draba villosula* Tolm., *Saxifraga derbekii* Sipl., *Potentilla fragiformis*. Большинство из них — эндемы североохотских побережий. Есть такие эндемы и среди видов с реликтовыми ареалами. Это, например, еще не описанные представители родов *Agropyron* s. l. — *7*; *Potentilla — 3, 4, 7, 13*; *Leontopodium — 4, 7, 76*, а также *Corydalis magadanica* Khokhr. — *3—5, 7*. Другие виды с реликтовыми ареалами: *Agropyron turczaninovii — 4, 7, 9*; *Dianthus versicolor — 9*; *Polygonum ajanense — 4*; *Potentilla stolonifera — 3, 14*; *Primula fauriei — 7*; *Ajania pallasiana — 9*.

4. Водная растительность исследуемой области, особенно ее приохотских районов, очень бедна видами, вероятнее всего, из-за отсутствия крупных рек. По берегам неглубоких водоемов обитают *Sparnganium*

hyperboreum, *Caltha arctica*, *Ranunculus gmelinii*, *Hippuris vulgaris*. Редко, но почти во всех крупных реках, в том числе и в реках Охотского бассейна (Тауй, Армань, Ола), растет *Nymphaea tetragona*. Для континентальных районов обычна *Caltha natans*; более редки в них *Sparganium friesii*, *Potamogeton compressus*, *P. alpinus*, *Utricularia vulgaris*. На северо-востоке области часто встречаются *Caltha violacea* Khokhr. и *Batrachium trichophyllum*.

На положении реликтов находятся: *Sagittaria natans — 6*; *Potamogeton friesii — 30*; *P. gramineus — 26*; *P. natans — 28*; *P. perfoliatus — 28*; *P. pusillus — 28*; *P. praelongus — 28*; *Sparganium angustifolium — 28*; *S. glomeratum — 6*, *28*; *S. minimum — 28*; *S. simplex — 6*; *Lemna minor — 30*; *Polygonum amphybium — 28*; *Batrachium circinatum — 26*; *B. aquatile — 3*, *11*; *B. kaufmannii — 6*; *Nuphar pumilum — 28*, *30*; *Myriophyllum verticillatum — 6*, *28*; *43*; *Utricularia intermedia — 2*, *24*, *25*, *28*, *29*; *U. minor — 26*, *28*.

5. Прибрежно-болотная растительность, как и водная, на исследованной территории также мало специфична по флористическому составу. Для топких берегов долинных озер, стариц, проток с медленно текущей водой характерны вейник Лангсдорфа, несколько видов пушиц и осок, калужницы из родства *C. palustris*, сабельник. В более северных и континентальных районах обычны ежеголовники, арктофила, вахта. Несколько реже перечисленных как в прибрежных, так и в континентальных районах встречаются *Glyceria debilior*, *Puccinellia geniculata*, *Eleocharis intersita*, *Triglochin palustre*, *Juncus bufonius*, *Ranunculus hyperboreus*, *Galium trifidum*. И, наконец, совсем редки *Agrostis jacutica — 28*, *37*; *Eleocharis acicularis* s. l. — *6*, *24*, *26*, *28*; *Eriophorum latifolium — 28*; *Carex diandra — 28*; *Juncus ambiguus — 2*, *7*, *26*, *31*; *Ju. alpinus — 1*, *26*; *Stellaria palustris — 23*, *26*; *Halerpestes salsuginosa — 31*; *Hippuris tetraphylla — 3*, *31*; *Naumburgia thyrsiflora — 6*, *28*, *44*; *Scutellaria regeliana — 28*.

6. Растительность берегов холодных ключей и ручьев занимает промежуточное положение между водно-болотной и альпийско-луговой и содержит элементы обеих этих формаций. Однако ряд растений предпочитает селиться именно по берегам холодных ручьев и речных проток, обычно мшистым и галечниковым одновременно. Это, например, *Caltha arctica*, *Epilobium palustre*, *Juncus castaneus*. Только близ побережья растут *Calamagrostis deschampsioides*, *Stellaria calycantha*, *Saxifraga nudicaulis*, *Epilobium hornemannii*, в глубине континента — *Chrysosplenium tetrandrum*, *Saxifraga foliolosa*, *S. redowskii*, *Corydalis arctica*; более редка там *Primula farinosa*, еще реже встречаются *Cardamine pedata — 17*, *17a*, *33—35*; *C. regeliana — 1—4*, *7*, *9—11*, *14*; *C. umbellata — 1—4*, *9*, *10*, *14*, *31a*; *Epilobium anagallidifolium — 10*, *13*, *14*; *Stellaria umbellata — 14*, *17*, *17a*, *31a*; *S. crassifolia — 14*, *26*; *Primula nutans — 39*, *41*; *Veronica americana — 1*, *4*, *9*, *10*.

7. Луговая растительность альпийского типа также располагается, как правило, вдоль водотоков, по берегам ручьев и хорошо увлажняемым приручьевым склонам. По речкам она может достигать лесного пояса, вступая там в контакт с приручьевым комплексом видов. Но все же представители последнего обычно не идут выше границы леса, а альпийско-луговые виды внизу теряют свое доминирующее положение. По всей области встречаются такие характерные представители альпийско-лугового флористического комплекса, как *Carex podocarpa*, *C. tripartita*, *Poa arctica*, *Luzula nivalis*, *Polygonum ellipticum*, *P. viviparum*, *Cnidium ajanense*, *Caltha arctica*. Предпочитают менее континентальные районы *Poa malacantha*, *P. paucispicula*, *Luzula unalaschkensis*, *Polygonum ochotense*, *Trollius membranostylis*, *Rhodiola stephanii*, *Conioselinum victoris*, *Primula cuneifolia*, *Mertensia rivularis*, *M. kamtschatica*. Для более континентальных характерны *Ranunculus nivalis*, *R. pygmaeus*, *R. sulphureus*, *Thalictrum alpinum*, *Saxifraga nivalis*, *Gentiana algida*, *Senecio tundricola*, *S. atripurpureus*.

Реликтами высокогорной альпийско-луговой флоры гингко являются *Poa leptocoma* — *2*; *Carex micropoda* — *4*, *7a*, *26*; *Sibbaldia procumbens* — *9*, *10*; *Lagotis glauca* — *4*, *16a*; *Campanula lasiocarpa* *7a*, *10*.

8. Растительность щебнистых и крупнокаменистых склонов и осыпей занимает наряду с кустарничковыми тундрами большую часть площади гольцов как на верхней Колыме, так и в Охотии. Флора этих местообитаний весьма специфична. Ее характерные представители — *Woodsia ilvensis*, *Dryopteris fragrans*, *Poa glauca*, *Carex rupestris*, *Polygonum laxmannii*, *Silene stenophylla*, *Saxifraga spinulosa*, *Bupleurum triradiatum*, *Patrinia sibirica* — распространены по всей области. Только приморским районам, до охотско-колымского водораздела включительно, и притом несколько более влажным местообитаниям, свойственны такие виды, как *Stellaria sibirica*, *Pulsatilla ajanensis*, *Saxifraga merckii*, *Astrocodon kruhseanus*. До Колымы, а кое-где и еще севернее, проникают *Gypsophila violacea*, *Dicentra peregrina*, *Sedum cyaneum*, *Androsace ochotensis*. Еще большее число видов свойственно континентальным частям Колымского нагорья. Эндмичными для яно-колымской горной страны видами, производными арктотретичной флоры, являются следующие: *Salix khokhrjakovii* A. Skvortz., *S. jurtzevii* A. Skvortz., *Corydalis gorodkovii*, *Cardamine conferta* Jurtz., *Chrysosplenium saxatile* Khokhr.

Возможно, что реликтами высокогорной арктотретичной флоры могут быть *Cryptogramma acrostichoides* — *4*, *10*; *Carex ktausipalii* — *4*; *Salix erythrocarpa* — *4*; *Pulsatilla magadanensis* Khokhr. et Worosch. — *7*; *Sorbaria pallasii* — *19*, *20*; *Cnidium olaense* Gorovoi et Pavlova — *17*, *17a*; *Penelianthus frutescens* — *10*; *Pedicularis ochotensis* Khokhr. — *4*, *9*, а также в районе г. Охотска; *Cassiope lycopodioides* — *4*, *7a*, *10*, *12* (последний вид произрастает в кустарничковой тундре, краткое описание которой будет дано в разделе об арктических реликтах).

9. Растительность олиготрофных, сфагновых болот и лиственничников юга Магаданской области мало специфична и вполне сходна с таковой всей восточной Сибири и севера Дальнего Востока. Преобладающие цветковые растения в такого рода местообитаниях — «вездесущие» кустарнички — багульник, голубика, мелкоплодная клюква, а также морошка, мытники лабрадорский и лапландский, лапландский лютик и некоторые другие. Несколько реже встречаются такие обычные в более западных районах виды, как *Carex chordorrhiza*, *C. gynocrates*, *C. limosa*, *C. capitata*, *Drosera rotundifolia*. Преимущественно в приморской части растет *Trichophorum caespitosum*.

На положении реликтов находятся *Carex microglochin* — *40*; *Eriophorum gracile* — *10*; *Trichophorum alpinum* — *4*; *Drosera anglica* — *12a*; *Oxycoccos quadripetalus* — *12a*.

Приведенные данные свидетельствуют, что подавляющее большинство арктотретичных реликтов концентрируется в районе охотского побережья, который относится к «охотскому району» Дальнего Востока (Флора СССР, 1934, т. I). Больше всего об этом свидетельствует широкое распространение здесь каменноберезняков, типичных для подгольцового пояса лесной части всего Дальнего Востока. Принимая во внимание общую тенденцию развития арктотретичной флоры в сторону неуклонного обеднения и распада, а также чрезвычайно обедненный флористический состав наших каменноберезняков по сравнению, например, с камчатскими или приморскими, можно предполагать, что они в целом находятся на севере охотского побережья на положении реликтов. Особенно ясно это по отношению к изолированным рощицам в верховьях рек охотского бассейна, лепящимся по крутым склонам речных долин и окруженным со всех сторон плотной стеной лиственничников.

Менее значительная концентрация арктотретичных главным образом водных реликтов намечается в долине Колымы, что особенно заметно в районе пос. Сеймчан. Интересно, что здесь же располагается один из центров горно-степной и нагорно-ксерофитной флор, а в горах, окружающих Сеймчанскую котловину, находится несколько высокогорных видов,

оторванных от основной, субокеанической части своего ареала, например: *Sieversia pusilla*, *Dicentra peregrina*, *Phyllodoce coerulea*, *Loiseleuria procumbens*. В пойменных ивняках Сеймчанской котловины весьма обычна *Salix rorida*, встречающаяся у нас еще лишь в прибрежных районах и по среднему течению Омолона. Несколько ниже пос. Среднекана по каменистым сухим склонам обитает *Astrocodon kruhseanus* — характерный вид щебнистых плато прибрежных районов, нигде более не встреченный так далеко от морского побережья. Можно предполагать, что все эти виды и группировки, образуемые ими, находятся в данном пункте на положении реликтов. Причиной же сохранения всех этих разнородных (в основном пойменных и долинных) типов на сравнительно небольшой территории мог быть относительно теплый климат котловины с наиболее жаркими для всей Колымы летними месяцами.

Еще один рефугиум разнообразных реликтов, в том числе и арктотретичных, находится в верховьях Колымы, в районе поселков Кулу и им. М. Расковой. Здесь встречены *Cryptogramma stellerii*, *Botrychium lunaria*, *Platanthera*, *oligantha*, *Rheum compactum*, *Lychnis ajanensis*, *Delphinium brachycentrum*, *Pulsatilla ajanensis*, *Sorbaria pallasii*, *Angelica saxatilis*, *Trollius membranostylis*. Перечисленные виды ряда родов (лихнис, сонтрава, ангелика, купальница) довольно обычны в районе охотского побережья, но все же разрыв между их приморской частью ареала и верхнеколымской весьма значителен. Это позволяет считать их верхнеколымские местонахождения реликтовыми.

Некоторые виды, отнесенные мной к арктотретичным реликтам, обнаружены в пунктах, далеко отстоящих как от охотского побережья, так и от долины Колымы (*Cryptogramma stellerii*, *Stellaria palustris*, *Cardamine pedata*, *Sorbaria pallasii*). Это внушает некоторые сомнения относительно принадлежности их к данной группе, хотя в то же время их нельзя причислить ни к ксерофитным, ни к арктическим реликтам. Вероятно, на распространении этих видов сказываются какие-то особые пути их генезиса. Так, хотя *Cardamine pedata* и не заходит в Арктику, но тесно родствен арктическим представителям того же рода, принадлежащим к секции *Cardaminella*, наиболее обильно представленной на крайнем востоке Чукотского полуострова (Юрцев, 1972, 1974, 1975).

II. Реликты ксерофитных флор

Общепризнанно, что очагом становления и распространения ксерофитных флор на северо-востоке Азии была центральная и отчасти северо-восточная Якутия. Однако этот очаг является вторичным по отношению к аридным областям Дауро-Монголии (Караваев, 1945), которые были местом формирования так называемого плейстоценового флористического комплекса. Согласно И. М. Крашенинникову (1937, 1939), он представлял собой «холодную лесостепь», основными древесными породами которой были светлохвойные сосны и лиственницы.

Ныне якутские степи занимают в основном более или менее крутые склоны речных долин (являясь по существу горными) и также соседствуют с сосняками и лиственничниками. Поэтому нет сомнений в том, что степные и лесостепные комплексы южной Сибири и Якутии в течение очень длительного времени развивались в тесном взаимодействии и имеют общую судьбу — те же пути миграций и места консервации реликтовых элементов. Тем не менее благодаря экологическим различиям их целесообразно рассматривать в отдельности.

Из-за отсутствия древесного пояса или сильной его разреженности в области господства ксерофитных флор различия во флоре на разных высотах там сильно сглажены, но все же они проявляются, поэтому целесообразно выделить группу высокогорных ксерофитных реликтов. Весьма своеобразный комплекс, состоящий из ксерофитных, мезофитных и ксеромезофитных типов, складывается в аридных и полуаридных областях в долинных и приречных ландшафтах. И, наконец, большой оригинальностью

характеризуется флора карбонатных пород, также чрезвычайно пестрая по своему происхождению. В этом разделе мы рассмотрим только «ксерофитную» ее составляющую, связанную в своем происхождении с областями развития крио-ксерофитных флор Якутии и южной Сибири.

Таким образом, исходя из современной экологической дифференциации, ксерофитные реликты (миграционного происхождения) можно разделить на следующие подгруппы: 1) виды сухих лиственничников и сухих ерников; 2) горно-степные и нагорно-ксерофитные — на остепненных и теплых каменистых склонах нижнего и среднего лесного пояса и пояса редколесий; 3) облигатные кальцефилы; 4) растения каменистых и щебнистых плато и склонов высокогорий; 5) растения долинных, главным образом приречных галечников.

1. Сухие лиственничники и ерники развиты главным образом по возвышенным частям речных долин и южным склонам террас. Основными их компонентами, кроме обычных лиственницы и березки Миддендорфа, являются: из кустарников — *Dasiphora fruticosa* и несколько реже — *Rhododendron parvifolium*, *Salix xerophila*; из трав — *Festuca altaica*, *Carex melanocarpa*, *C. vanheurkii*, *Pulsatilla multifida*, *Potentilla arenosa*. Для приколымья очень характерны *Spiraea media*, *Aquilegia parviflora*, *Oxytropis middendorfii* s. l., *Sedum purpureum*, *Antennaria dioica*. В основном к районам распространения карбонатных пород приурочены *Anemone ochotensis*, *Hedysarum dasycarpum*, *Chrysanthemum sibiricum*. Преимущественно на северо-западе встречается *Oxytropis dorogostaiskii* s. l. Очень редки *Carex alba — 26*, *40*, *41*; *C. malyschevii* Egor. — *28б*, *39*, *41*; *Tofieldia cernua — 28а*, *39*, *40*, *41*; *Zygadenus sibiricus — 28а*, *28б*, *39—41*; *Cypripedium guttatum — 29*, *30*, *41*; *Salix recurvigemmis* A. Skvortz. — *17*, *28*, *33*, *39*,*41*; *Cerastium arvense — 3*, *5*, *13*; *C. maximum — 15*, *28—30*, *35*, *43*, *44*; *Papaver czerskii* Jurtz. sp. nov. — *28б*, *39*, *40*; *Draba sibirica — 15*, *31*, *32*; *Oxytropis adamsiana* (Trautv.) Jurtz. — *39*, *41*; *O. schischkinii — 39*, *41*; *O. darpirensis* Jurtz. et Khokhr. sp. nov. — *39*; *Bupleurum americanum — 13*; *Astragalus inopinatus — 26*, *40*; *A. vallicola — 1*, *13*; *Rhododendron adamsii — 28а*, *28б*, *39—41*; *Pedicularis tristis — 17*, *39—41*; *Campanula turczaninovii — 26*, *40*, *41*; *Antennaria villifera — 39*, *41*. Большинство перечисленных видов — факультативные, а некоторые — облигатные кальцефилы.

2. В пределах Колымского нагорья хорошо прогреваемые склоны с господством горно-степной и нагорно-ксерофитной растительности распространены довольно широко, вплоть до самого побережья Охотского моря. Но участки, которые можно было бы назвать степными, т. е. мелкоземистые, без значительного количества камней и скальных выходов, с сомкнутым травяным покровом, крайне редки. Они отмечены до сих пор в немногих пунктах: в окрестностях Сусумана, Чигичинаха и Оратука (несколько ниже слияния рек Кулу и Аян-Юряха, образующих Колыму) и далее — только ниже пос. Сеймчан, у устьев ее правых притоков: Чегодана, Балыгычана, Сугоя и Коркодона. Небольшие участки степей имеются по нижнему течению Коркодона и по среднему течению Омолона. На остальной территории степные растения ютятся по скалам, хорошо прогреваемым каменистым и щебнистым склонам. Здесь ведущая роль в сложении растительного покрова принадлежит нагорным ксерофитам — различным стержнекорневым жестколистным многолетникам, полукустарникам и полукустарничкам, иногда подушковидным или с колючими листьями. Но эти же растения встречаются и на «типичных» степных склонах, так что разделить ксерофитный флористический комплекс на две части — горно-степную и нагорно-ксерофитную — по экологическому принципу не удается.

Основу дернового покрова на сухих остепненных склонах создают довольно широко распространенные по всей области виды, но более обычные вне береговой полосы: ленский типчак и другие овсяницы из секции *Ovinae*, многочисленные дерновинные мятлики из секции *Stenopoa* (в основном *P. attenuata*), дерновинные вейники (в приморских районах в основном *Calamagrostis arctica*, в континентальных — *C. purpurascens*), осока стопо-

видная. Наиболее обычные виды разнотравья, свойственные всей области, — *Allium strictum*, *Pulsatilla multifida*, *Potentilla nivea*, *P. arenosa*, *Polygonum laxmannii*, *Patrinia sibirica*, *Carex rupestris*, *Campanula langsdorffiana*. Более редок *Aster alpinus*. Для континентальной части вне приморской полосы характерно значительно большее число видов: *Dianthus repens*, *Silene repens*, *Saxifraga multiflora*, *Arabis turczaninovii*, *Vicia macrantha*, *Arenaria tschuktschorum*, *Orostachys spinosa*, *Astragalus tugarinovii*, *Potentilla asperrima*, *P. inquinans*, *Phlojodicarpus villosus*, *Dracocephalum palmatum*, *Thymus extremus*, *Polemonium boreale*, *Lappula echinata*, *Galium verum*, *Artemisia kruhseana*.

Только на отмеченных выше участках степной растительности за немногими исключениями от Сусумана и ниже по течению найдены *Stellaria jacutica* (также — *25б*, *39*, *40*); *Thalictrum foetidum* (также *12б*); *Alyssum biovulatum* (также *44*); *Potentilla tanacetifolia* (также — *12б*), *Artemisia gmelinii*, *A. laciniatiformis*. Следующие виды встречаются ниже Сеймчана и по Омолону: *Lychnis sibirica* (также — *23*), *Potentilla multifida* (также — *2*, *20*, *26*, *29*, *30*, *44* — в двух первых пунктах как заносное), *Oxytropis scheludjakoviae* (также — *15*, *23*), *Eritrichium sericeum* (также *13*, *15*), *Veronica incana*, *Artemisia frigida* (также — *35*), *Castilleja hypoarctica* (также — *15*).

Лишь в немногих пунктах на исследованной территории обнаружены пока следующие степные и нагорно-ксерофитные реликты: *Helictotrichon krylovii* — *44*; *Carex obtusata* — *33*; *C. duriuscula* — *28*, *44*; *Clausia aprica* — *24*, *28*; *Sisymbrium polymorphum* — *30*; *Chamaerodos erecta* — *24*, *28*; *Ch. grandiflora* — *28a*; *Caragana jubata* — *5*; *Astragalus fruticosus* — *29*, *30*, *44*; *Linum komarovii* — *25a*, *26*, *29*; *Phlox sibirica* — *28—29*, *30*, *43*, *44*; *Eritrichium jacuticum* — *28*, *28a*; *Lappula deflexa* — *14*, *28a*, *29*; *Pedicularis venusta* — *44*; *Artemisia lagocefala* — *18*, *24*, *25a*; *A. tanacetifolia* — *5*, *13*; *A. laciniata* — *25a*, *28*.

3. Состав облигатных кальцефилов флоры изученной территории весьма богат и разнообразен. Кроме ксерофильных и мезоксерофильных реликтов группа кальцефилов содержит массу арктических, которые мы рассмотрим в разделе, посвященном этим реликтам. Выше мы перечислили ряд кальцефильных видов, свойственных сухим лиственничникам. Большинство из них — факультативные, но на исследованной территории они выглядят облигатными кальцефилами. В этом разделе я перечисляю еще ряд облигатных кальцефилов, свойственных скалистым и щебнистым известняковым высокогорьям восточной, а отчасти и южной Сибири. Некоторые из них в чукотско-якутском секторе заходят в Арктику, но типично арктическими видами их назвать все же нельзя. Большинство из них в обилии обнаружено в пунктах *39—41*, отчасти *28a*, *28б* и *44*. Это следующие виды: *Trichophorum uniflorum* (нет в *28a*, *28б*, *44*); *Salix berberifolia*, *Gypsophyla sambukii*, *Dryas crenulata* (нет в *28a*, *28б*, *44*); *Dracocephalum stellerianum* (нет в *28a*, *28б*, *41*, *44*); *Torularia humilis* (нет в *39*, *44*); *Campanula dasyantha*, *Saussurea hypargyrea* — *39*, *41*; *S. schanginiana*, *Dendranthema xeromorphica* Khokhr. sp. nov. — *28a*, *39*, *41*); *Leontopodium kurilense* — *40*, *41*.

4. Растительность каменистых высокогорий была описана выше, в разделе о высокогорных реликтах арктотретичной флоры. Остается добавить, что для континентальных районов характерными являются *Arenaria capillaris*, *A. formosa*, *Gorodkovija jacutica* (западная часть Колымского нагорья), *Ermannia parrioides* (юго-восточная часть нагорья), *Potentilla elegans*, *P. uniflora*, *Oxytropis tschuktschorum* Jurtz., *O. nigrescens*, (северо-западная часть нагорья), *Pedicularis amoena*, *P. adamsii* и др.

Реликтами высокогорного варианта ксерофильного комплекса, вероятно, можно считать растения, приуроченные к каменистым плато и щебнистым склонам верхнего горного пояса, т. е. гольцам: *Stellaria peduncularis* — *28a*, *39*, *41*; *Rhodiola quadrifida* — *37*, *38*; *Androsace gorodkovii* — *17*, *28a*, *36*; *Eritrichium ochotense* Jurtz. et Khokhr. — *17a*, *25*, *36*; *Senecio jacuticus* — *16*, *17*, *17a*, *39*, *41*.

5. Растительность галечников Колымского нагорья не отличается своеобразием. Из более или менее обычных обитателей галечников, свойственных территории всей области, следует упомянуть *Lychnis tenella*, *Pulsatilla dahurica*, *Oxytropis longipes* (в континентальных районах редка), *Artemisia kruhseana*, *Crepis nana*. Более редки здесь *Corispermum elongatum* — *6*, *26*, *28*; *Spergula arvensis* — *6* (здесь находится в одичавшем состоянии); *Rheum compactum* — *20*; *Asperella sibirica* — *41*, *Hordeum* sp. — *26*, *28*; *Erigeron silenifolius* — *17в*, *39*; *Asperella sibirica* Trautv. — *41*; *Hordeum* sp. — *26*, *28*; *Crepis gmelinii* — *18*, *22—24*, *26*, *37*.

В противоположность арктотретичным реликтам реликты ксерофитной группы сосредоточены на изученной нами территории в основном в континентальной части, чему, вероятно, способствуют современный климат, а отчасти и локализация известняков. Богатство степного и нагорно-ксерофитного комплексов явно возрастает в направлении увеличения летних температур, т. е. вниз по течению как Колымы, так и Омолона. Однако некоторые виды ксерофитной группы обнаружены в очень изолированных пунктах, например по среднему течению рек Хасын и Вилига, а также и на самом охотском побережье, что свидетельствует о некогда более широком, чем ныне, их распространении. Да и все колымско-омолонские степные участки довольно сильно оторваны от ближайших к ним степей соседнего индигирского бассейна, и некоторые виды этих участков, включая якутскую часть колымской долины (Пермякова, 1973), как, например, овсец Крылова, лен Комарова и клаусия, имеют явно реликтовый тип распространения, причем такие характерные для степей северо-восточной Якутии виды, как эфедра односемянная, житняк, келерия гребенчатая, эдельвейс желтоватый, в колымско-омолонских участках степей не обнаружены совсем.

Экспансия ксерофитной группы на описываемую нами территорию была направлена, вероятнее всего, с северо-запада, где верховья рек индигирского и колымского бассейнов очень близко подходят друг к другу, а абсолютные высоты перевалов очень низки. Не случайно именно на северо-западе этой территории распространены остролодка Дорогостайского и скерда Гмелина и обнаружены лихнис сибирский и остролодка Шелудяковой. Близко к границам исследованной территории подходит из Якутии и вероника седая. Три последних вида в обилии появляются лишь в районе Сеймчана.

Возможен и другой путь миграции ксерофитов на эту территорию — по каменистым обрывам вдоль охотского побережья из района Аяна, где сухолюбивая растительность якутско-даурского типа выходит к самому побережью. Как ни странно, такие виды, как ясколка полевая, володушка американская, астрагал долинный, полынь пижмолистная, обнаружены пока лишь на побережье. Спутниками их тут являются дерновинные мятлики и овсяницы, лук прямой, лихнис аянский, полынь куропаточья, сон-трава многораздельная и другие виды, характерные для сухих приморских скал и осыпей (см. раздел I, 3). В силу большой изолированности реликтовый характер местонахождений ксерофильных видов на побережье не может вызвать сомнений.

III. Арктические и арктоальпийские реликты

Арктическая флора — очень молодая, она сформировалась не ранее границы плиоцена—плейстоцена и весьма гетерогенна по своему происхождению (Толмачев, Юрцев, 1970). Источниками ее были арктотретичные флоры как соседних, равнинных и высокогорных территорий, так и более отдаленных областей, мезофиты, ксерофиты, океанические и континентальные элементы. Для нашего анализа большое значение имеет близость исследованной территории к одному из главных очагов формирования арктической флоры беринтийскому сектору Арктики. Вследствие этого возникают большие трудности в отграничении высокогорных неарктических элементов, заходящих в Арктику, от арктических и арктоальпийских,

широко распространенных по внеарктическим высокогорьям. Кроме того, остаются трудности в отграничении реликтовых видов от нереликтовых, проникающих с соседних территорий (в частности, с севера и востока) и при оценке экологической дифференциации разных видов.

Как и при рассмотрении арктоальпийских и ксерофитных реликтов, я разбиваю арктические и арктоальпийские реликты на подгруппы согласно их экологической современной приуроченности на исследованной территории: 1) реликты в мохово-кустарничковых горных тундрах, 2) на переувлажненных субстратах с разреженным растительным покровом, 3) на каменистых и щебнистых склонах и плато, 4) в незаболоченных долинных ерниках и на галечниках, 5) в эвтрофных болотах и на болотистых побережьях.

1. Мохово-кустарничковые горные тундры Колымского нагорья весьма разнообразны как по флористическому составу, так и по фитоценотическому строю. Чрезвычайно широко распространены в них мохово-кустарничковые группировки; в них основную массу кустарничков составляют багульник лежачий, голубика, брусника, водяника, диапенсия. В приморских районах на более сухих местах к ним присоединяются филлодоце, лезелеурия, рододендрон камчатский, сиверсия маленькая, а в континентальных — дриада точечная, ива сетчатая, кассиопа четырехгранная. Близкий вид — кассиопа вересковая — распространена почти по всей области, но за Колымой становится значительно реже. Сходно ведут себя рододендрон золотистый, ивы арктическая, рыжеватая и Шамиссо и некоторые другие виды. Из травянистых растений более влажного варианта таких тундр следует упомянуть *Poa alpigena*, *Carex ensifolia*, *Luzula nivalis*, *Tofieldia coccinea*, *Claytonia acutifolia*, *Polygonum ellipticum*, *Saxifraga hirculus*, *Novosieversia glacialis*, *Pedicularis sudetica*, *Lagotis minor*, *Valeriana capitata*, *Nardosmia glacialis*, *Artemisia arctica*, *Senecio atripurpureus*. Более редки *Trisetum subalpestre* и *Pedicularis capitata* — все встречаются преимущественно в континентальных районах.

Явно на положении реликтов по причине редкой встречаемости находятся в этих группировках следующие виды: *Kobresia sibirica — 17*; *Koeleria asiatica — 17*; *Tofieldia pusilla — 32—34*, *39*, *41*; *Salix rotundifolia — 19*, *33*; *Sagina intermedia — 17*; *Stellaria edwardsii — 17*; *Trollius chartosepalus — 17*, *28*, *33—35*, *39*, *42*, *44*; *Claytoniella vassilievii* (Kuzen.) Jurtz. — *17*; *Papaver paucistaminum* Tolm. et Petrovsky — *33*, *34*; *Draba pilosa —15*, *17*, *33*; *D. pauciflora — 17*; *D. juvenilis — 33*; *Cardamine microphylla —28б*, *39*; *Saxifraga serpillifolia — 17*, *33*; *S. calycina — 34*; *S. grandipetala — 22*, *38*; *Parnassia kotzebuei — 31а*, *34*; *Acomastylis rossii — 33*, *34*, *43*; *Astragalus umbellatus — 33*, *34*, *39*, *41*; *Oxytropis mertensiana — 17*, *33*, *34*; *Pedicularis langsdorfii — 34*; *P. villosa — 18*; *P. willdenovii — 34*, *39*; *Taraxacum arcticum — 18*, *22*, *39*; *T. alascanum — 17*; *Senecio kiellmannii — 33*, *34*.

2. Различные переувлажненные субстраты с разреженным растительным покровом благодаря мерзлотным процессам разных типов чрезвычайно широко распространены в Арктике и представляют собой чаще всего морозобойные трещины, вспучивания мелкозема, щебенку под тающими снежниками и т. п. Местообитания такого типа не имеют специфического набора видов. Они зарастают растениями с соседних участков осоково-пушициевых болот или мохово-кустарничковых тундр. Чаще всего на них обнаруживаются влаголюбивые *Carex capillaris* s. l., *C. misandra*, *Scirpus maximoviczii*, *Juncus biglumis*, *Luzula unalaschkensis*, *Epilobium palustre*.

Арктическими реликтами в таких местах являются: *Phippsia algida — 17*, *34*; *Pleuropogon sabinei* (русла ручьев) — 23, 32; *Festuca hyperborea — 17*; *Carex atrofusca — 33*, *34*, *39*, *41*; *Juncus albescens — 39—41*; *Rumex pseudoxyria* Tolm. — *17*; *Beckwithia chamissonis — 22*; *Oxygraphis glacialis — 17*, *22*, *38*; *Epilobium davuricum — 17*, *34*; *Saxifraga bracteata — 3*, *10*.

3. Каменистые и щебнистые плато и склоны, сухие или влажные, но не переувлажненные, без поверхностно текучей воды, с разреженным растительным покровом

также широко распространены в Арктике и субарктических высокогорьях. Флора их по количеству видов бедна, но разнородна, представляя собой смесь видов кустарничковых тундр, более или менее влаголюбивых видов и типичных криофитов. Вместе с кустарничками из вересковых, карликовыми ивами и дриадами здесь могут встретиться ксерофиты (см. раздел II, 4) и такие криофиты, как минуарции (главным образом *Minuartia arctica* и *M. macrocarpa*), дерновинные арктоальпийские виды — *Kobresia bellardii* и *Luzula confusa*, почти подушковидная *Oxytropis maydelliana*, почти полукустарничковая *Artemisia glomerata*, а также *A. furcata*, *Androsace bungeana*, *Saxifraga spinulosa*. Более редки в подобных местообитаниях преимущественно континентальные *Woodsia glabella*, *Papaver ochotense*, *Crepis chrysantha*, *Delphinium chamissonis*, много видов крупок (*Draba fladnizensis*, *D. nivalis*, *D. parvisiliquosa* и др.).

На положении реликтов находятся *Poa kolymensis* Tzvel. (эндем!) — *17*, *17в*; *P. pseudoabbreviata* Rosh. — *32*; *Carex ledebouriana* — *31а*; *C. macrogyna* — *5*; *Salix reptans* — *17*; *S. nummularia* — *17*, *25*; *S. phlebophylla* — *15*, *16а*, *32—35*, *43*, *44*; *Claytonia arctica* — *17а*, *32*; *Ranunculus grayi* — *17б*, *33*; *Papaver nivale* (сырая щебенка) — *18*, *37*, *39*; *Draba stenopetala* — *17*; *Saxifraga caespitosa* — *17*, *28а*, *33*, *39*; *S. firma* — *17*, *33*, *34*; *S. flagellaris* — *17*, *39*; *Primula borealis* — *5*, *17*; *Eritrichium aretioides* — *33*; *Campanula uniflora* — *16а*, *17*, *17b*; *Arnica frigida* — *31а*, *32*, *34*.

Описанная флора характерна для районов распространения некарбонатных пород. В районах же выходов карбонатных пород картина существенно меняется. «Обычные» виды высокогорий постепенно сходят на нет или совсем исчезают и их место занимают другие. На увлажненных субстратах господство переходит к *Carex atrofusca* и *C. trautvetteriana*. В окрестностях озера Дарпир в таких местах в больших количествах растет *Triglochin maritimum* (также *44*). На крутых каменистых склонах всюду видны блестящие ветви барбарисолистной ивы и более тусклые куртины дриад — *Dryas crenulata* и *D. integrifolia*. Мелкощебнистые участки занимают золотисто-желтый лишайник *Cetraria tilesii* и мелкодерновинные *Trichophorum uniflorum* и *Carex glacialis*. Здесь же — сизые плети *Saxifraga pseudoajanica* Khokhr. sp. nov. (эндем!, близкий вид, *S. oppositifolia*, встречен в пунктах *18* и *33*). Другие обычные виды известняков были упомянуты выше (раздел II, 3).

Из арктических реликтов на известняках отмечены *Poa abbreviata*, *39*; *Festuca baffinensis* — *39*; *Salix darpirensis* Jurtz. et Khokhr. sp. nov. (эндем, родственна *S. rotundifolia*) — *28а*, *39*, *41*; *Draba barbata* — *39*; *Lesquerella arctica* — *39—41*; *Braya purpurascens* — *39—41*; *B. siliquosa* — *40*; *Potentilla vahliana* — *41*; *Oxytropis semiglobosa* — *39—41*; *Castilleja elegans* — *39*, *41*.

4. Долины рек и речек, служащие местообитанием арктических элементов, обычно безлесны. Для них характерно сочетание прирусловных ивняков с открытыми пространствами — низкими заболоченными или, напротив, возвышенными и сухими участками долины. Вдоль основных русел рек и речек обычны обширные галечники с астрагалом Шелихова, иван-чаем широколистным, кастиллеей красной (эта последняя только в континентальных районах), мелколепестником удлиненным и другими видами. Замоховелые берега узких проток имеют оригинальную флору, насыщенную арктическими и арктоальпийскими видами: *Koenigia islandica*, *Corydalis arctica*, *Saxifraga cernua* и др.

Из арктических реликтов в долинах, исключая их заболоченные части, отмечены *Carex bicolor* — *41*; *Merckia physodes* — *32*, *34*, *35*, *43*, *44*; *Delphinium brachycentrum* — *18*, *19*; *Papaver minutiflorum* — *17а*, *18*, *37*; *Saxifraga exilis* — *5*, *17*, *26*, *37*; *Oxytropis vassilczenkoi* Jurtz. — *32*, *34*, *44*; *Pachypleurum alpinum* — *17*, *32*, *33*, *35*, *37*, *44*; *Gentiana nutans* — *17*, *37*, *39—41*; *Erigeron eriocephalus* — *34*; *Pyrethrum bipinnatum* — *17*.

5. Основными ценозообразователями на эвтрофных болотах и болотистых прибрежьях на исследованной мной тер-

ритории, как и в Арктике, являются арктофила рыжая, вейник Лангсдорфа, пушица узколистная, некоторые осоки, главным образом прямая и скрытоплодная. Распространены они довольно широко по всей области, но типично арктические виды на таких болотах попадаются редко: *Hierochloë pauciflora* — *31*, *31a*; *Eriophorum triste* — *17*, *31—34*; *Carex amblyorhyncha* — *17*, *31*, *32*; *C. holostoma* — *32*; *Ranunculus pallasii* — *2*, *31*, *31a*; *Cardamine victoris* — *7*, *14*; *Pedicularis pennelii* — *31*.

В распространении арктических реликтов также прослеживается известная закономерность. Кальцефильные виды, вероятно, в силу особенностей размещения карбонатных пород обнаруживаются лишь на отрогах хребта Черского, и здесь некоторые из них обособились в эндемы. Вместе с видами из предыдущей группы таких эндемов насчитывается в настоящее время пять: *Salix darpirensis*, *Papaver czerskii*, *Saxifraga pseudoajanica*, *Oxytropis darpirensis*, *Dendranthema xeromorphica*.

Большинство некальцефильных арктических реликтов приурочено к охотско-колымскому водоразделу, в основном к двум районам: Ольскому плато и верховьям Омолона. Ольское плато — полностью изолированное от других возвышенностей поднятие, высокогорья же в верховьях Омолона непрерывной цепью смыкаются с арктическими высокогорьями центральной Чукотки. Быть может поэтому некоторые арктические виды имеют на северо-востоке исследованной области предел своего распространения, но не являются реликтами. В наибольшей степени это, вероятно, относится к *Salix phlebophylla*, *Merckia physodes*, *Oxytropis vassilczenkoi*, *Acomastylis rossii*, *Arnica frigida*. Распространение этих видов на вышеназванной территории указывает путь, по которому происходило проникновение арктических высокогорных видов в центральные части Колымского нагорья — с северо-востока на юго-запад. Как показывает пример лютика Палласа и сердечника Виктора, некоторые тундровые формы могли мигрировать вдоль охотского побережья.

Некоторые арктические реликты (*Salix nummularia*, *Oxygraphis glacialis*, *Saxifraga flagellaris*) не обнаружены в верховьях Омолона и прилежащих частях и в то же время имеются на Ольском плато и хребте Черского в верховьях Колымы. Это, вероятно, свидетельствует о существовании другого пути проникновения на юг Колымского нагорья арктических элементов — с северо-запада.

Закономерно или случайно совпадение путей миграции части арктических и ксерофильных элементов с северо-запада, а также их кальцефильного эндемизма в пределах хребта Черского? Вполне вероятно, что причина этого явления заключается в том, что ледниковые эпохи были не только холодными, но и сухими.

ЛИТЕРАТУРА

Берингийская суша и ее значение для развития голарктических флор и фаун в кайнозое. (1973). Хабаровск. — Караваев М. Н. (1945). Краткий анализ флоры степей Центральной Якутии. Бот. ж., 30, 2. — Крашенинников И. М. (1937). Анализ реликтовой флоры Урала в связи с историей растительности и палеогеографией плейстоцена. Сов. бот., 4. — Крашенинников И. М. (1939). Основные пути развития растительности Южного Урала в связи с палеогеографией северной Евразии в плейстоцене и голоцене. Сов. бот., 6—7. — Пермякова А. А. (1973). Фрагменты степной растительности в Среднеколымском районе. В кн.: Почвы и растительность мерзлотных районов СССР. Магадан — Северный Ледовитый океан и его побережья в кайнозое. (1970). Л. — Толмачев А. И., Б. А. Юрцев. (1970). История арктической флоры в ее связи с историей Северного Ледовитого океана. В кн.: Северный Ледовитый океан и его побережья в кайнозое. Л. — Юрцев Б. А. (1972). Новый вид из секции *Cardaminella* Prantl рода *Cardamine* с Чукотского полуострова. Нов. сист. высш. раст., 9. — Юрцев Б. А. (1974). Проблемы ботанической географии северо-восточной Азии. — Юрцев Б. А. (1975). *Cardamine sphenophylla* Jurtz. Арктическая флора СССР, 7. — Флора СССР. (1934), I.

Институт
Биологических проблем Севера
ДВНЦ АН СССР,
г. Магадан.

Получено 8 VII 1975.

S U M M A R Y

The relict flora of Kolyma elevation and adjoining part of Okhotia is regarded as a derivative of three main floristic complexes: I — mesophyte microthermal arcto-tertiary, which developed autochthonously during the whole tertiary period; 2 — xerophyte microthermal, of Centrl Asiatic and South Siberian origin, which appeared in central regions of Kolyma elevation in the middle or in the end of pliocene; and 3 — hekystothermal arctic, which was formed in Arctics in the end of pliocene — the beginning of pleistocene and spread most widely during the glacial periods. Relict derivatives of each complex are devided into groups according to their modern ecology in the area under investigation. The arcto-tertiary relicts are assembled mainly in riverian regions (with the exception of aquatic plants growing mainly in the Kolyma river valley), xerophytous relicts — in continental regions and arctic ones — on mountains of Kolyma-Okhotsk watershed and, less (mainly calciphiles) — on the spurs of Cherski mountain ridge.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 578.085.1 : 582.26 : 537.533.35

С. И. Генкал, И. М. Балонов

ХРАНЕНИЕ ПРЕПАРАТОВ ВОДОРОСЛЕЙ ДЛЯ ТРАНСМИССИОННОГО ЭЛЕКТРОННОГО МИКРОСКОПА

S. I. GENKAL, I. M. BALONOV. CONSERVATION OF ALGAL PREPARATIONS FOR ELECTRON MICROSCOPY

На основании экспериментов и обобщения литературных данных авторы определили условия длительного хранения препаратов водорослей, предназначенных для исследования в просвечивающем электронном микроскопе. Предложен способ быстрого нахождения нужного объекта при повторном просмотре препарата.

В настоящее время в целях таксономии, систематики и флористики используются как просвечивающие, трансмиссионные (ТЭМ), так и сканирующие электронные микроскопы (СЭМ). Имеются указания на то, что длительное время могут храниться лишь препататы для СЭМ (Прошкина-Лавренко, 1973, 1974). Однако ТЭМ применяется не реже сканирующего, а при необходимости изучения тонкой структуры панциря и ультрасрезов только он может дать необходимую информацию об объекте. Поэтому сохранность препаратов для этого микроскопа также очень важна.

Основные трудности при решении этого вопроса заключаются в следующем. Во-первых, неизвестно, как долго может храниться приготовленный препарат без зарастания бактериями и разрушения пленки-подложки. Во-вторых, не ясно, сколько раз препарат можно просматривать в ТЭМ, поскольку в процессе наблюдения он подвергается изменениям вследствие ионизации и нагревания пучком электронов, высушивания в вакууме и образования слоя углеводородов, осаждающихся на объекте при его облучении (Белавцева, 1965; Стоянова, 1966; Стоянова, Анаскин, 1972). В-третьих, при повторном просмотре препарата возникает необходимость быстрого нахождения нужного объекта.

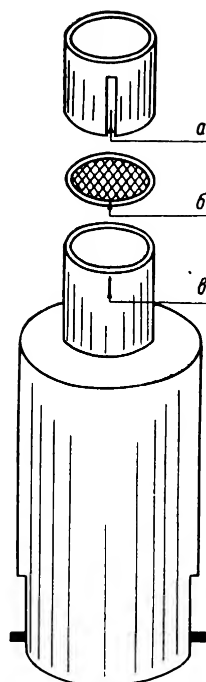
Данные о времени хранения готовых препаратов для ТЭМ приведены в работе одного из авторов этой статьи (Балонов, 1975). Показано, что приготовленный в стерильных условиях препарат может храниться в течение нескольких месяцев. Длительная сохранность зависит от тщательной очистки панцирей водорослей от органического вещества; взвесь следует готовить на свежей бидистиллированной воде и наносить ее на предметные сетки в предварительно простерилизованном боксе.

Важно учитывать и особенности применяемой пленки-подложки. Хотя пластиковые пленки (формвар, нитроцеллюлоза) наиболее просты в приготовлении, они менее прочны и более подвержены процессу старения, химическому и тепловому воздействию, чем углеродные и кварцевые (Пилянкевич, 1961; Бирюзова и др., 1963). Поэтому при применении пластиковых пленок-подложек необходимо дополнительное их укрепление напылением в вакууме тонкого слоя углерода (Reimer, 1959).

Не менее важны и условия хранения готовых препаратов. Длительное время остаются пригодными для работы препараты, хранящиеся в стерильных условиях. Для предохранения их от зарастания бактериями можно рекомендовать следующий метод. В облитые 90° этиловым спиртом и про-

Препаратодержатель с предметной сеткой.

а — прорезь патрона, б — риска сетки, в — метка препаратодержателя.



каленные чашки Петри следует помещать предметные сетки, не снятые с опорной поверхности, на которой они были закреплены в процессе приготовления препарата. Полученные с соблюдением этих условий препараты, как показали эксперименты, могут храниться до трех лет (см. таблицу, *1*, *2*; вклейка).

Фрагменты панцирей водорослей, освобожденные от органического вещества, практически не изменяются в процессе наблюдения как под действием электронного пучка, так и вакуума. Однако сам препарат может быть испорчен тепловым и радиационным воздействием электронного пучка на пленку-подложку, а также в процессе шлюзования. Были опробованы многократное шлюзование и облучение выбранного объекта в течение длительного времени (более 30 мин.). Результаты показали, что тщательно приготовленный препарат может быть использован до 30 раз, так как остаточная деформация его пленки-подложки весьма незначительна (см. таблицу, *3*). Многократно использованный препарат в дальнейшем хранится в тех же чашках Петри.

При повторном просмотре препарата возникает необходимость быстро находить объект, поэтому был разработан и применен способ, который можно рекомендовать и при работе с сетками, предназначенными для длительного хранения. На сетке с края тонкой иглой наносится риска. На препаратодержателе также делается метка. Сетку берут пинцетом точно у риски и помещают в патрон. Затем патрон с сеткой вставляют в препаратодержатель так, чтобы прорезь и метка совпали (см. рисунок). Когда препаратодержатель помещают в камеру шлюзования, метки всегда должны быть в одном и том же положении. В этом случае риска на сетке, прорезь патрона и метка препаратодержателя всегда будут совмещены. Когда найден нужный объект в препарате при его наблюдении в ТЭМ, необходимо записать значения, определяющие его положение по нониусам устройства для перемещения объекта. Многократное применение этого способа позволило определить, что наибольшее смещение центра объекта от центра экрана без учета люфта устройства перемещения не превышает 50 мкм.

ЛИТЕРАТУРА

Балонов И. М. (1975). Подготовка диатомовых и золотистых водорослей к электронной микроскопии. В кн.: Программа и методика биоценотических исследований внутренних водоемов. М. — Белавцева Е. М. (1965). Действие электронного пучка на объект при исследовании его в электронном микроскопе. В кн.: Современная электронная микроскопия. М. — Бирюзова В. К., В. Л. Боровягин, В. П. Гилев, Н. А. Киселев, А. С. Тихоненко, Ю. С. Ченцов. (1963). Электронномикроскопические методы исследования биологических объектов. — Пилянкевич А. Н. (1961). Практика электронной микроскопии. — Прошкина-Лавренко А. И. (1973). Работы Росса (1963—1971 гг.) о значении ультраструктуры диатомовых водорослей для их таксономии. Бот. ж., 58, 12. — Прошкина-Лавренко А. И. (1974). О таксономии диатомовых водорослей (*Bacillariophyta*). Бот. ж., 59, 6. — Стоянова И. Г. (1966). Повреждение электронномикроскопических препаратов в процессе наблюдения. В кн.: Исследование объектов, изменяющихся в процессе препарирования и наблюдения в электронном микроскопе. М. — Стоянова И. Г., И. Ф. Анаскин. (1972). Физические основы методов просвечивающей электронной микроскопии. — Reimer L. (1959). Elektronomikroskopische Untersuchung und Präparationsmethoden.

Институт биологии внутренних вод,
пос. Борок Ярославской обл.

Получено 1 VIII 1975.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 561. : 576.16 : 58 [674.031.623.23]

И. А. Ильинская

НОВЫЕ ИСКОПАЕМЫЕ ВИДЫ *POPULUS* И *AMPELOPSIS* ИЗ ЗАЙСАНСКОЙ ВПАДИНЫ

I. A. ILJINSKAJA. NEW FOSSIL SPECIES OF *POPULUS* AND *AMPELOPSIS* FROM ZAYSAN DEPRESSION

В работе по флоре горы Киин-Кериш (Ильинская, 1963) при описании новых видов *Populus kryshtofovichii* Iljinskaja и *Ampelopsis schischkinii* Iljinskaja было указано в качестве типа вида по два отпечатка, что не соответствует условиям действительного обнародования. Ниже дается публикация этих видов соответственно Международному кодексу ботанической номенклатуры.

Populus kryshtofovichii Iljinskaja sp. nov.

Populus kryshtofovichii Iljinskaja, 1963, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. VIII, Палеоботаника, вып. 4, стр. 159, табл. IV, *7*, *8*; табл. V, *1—7*; табл. VI, *1—5*; рис. 6, inval.

Листья длинночерешковые; пластинка 3—13 см дл. с наибольшей шириной ниже середины, причем длина превосходит ширину в 1.4—3.8 раза, с широкоокруглым, округлым или клиновидным основанием и острой верхушкой с притупленным кончиком; край за исключением кончика и самой нижней части основания зубчатый; зубчики направлены вверх, большей частью тупые или округлые, реже более или менее острые, но всегда с округлой спинкой; основание зубчиков 0.8—0.2 см в нижней половине листа и более узкое в верхней половине листа; средняя жилка лишь немного толще верхней пары базальных жилок; последние отходят от средней жилки значительно выше основания листа и, проходя в его наиболее широкой части на равном расстоянии от края и от средней жилки или же ближе к ней, поднимаются выше середины, достигая верхней трети, а у некоторых листьев — верхней четверти пластинки; от базальных жилок отходят к краю три крупных ответвления; вторичные жилки в числе 2—4 пар начинаются выше середины пластинки.

Вторичные жилки и крупные ответвления базальных соединяются петлями между собой и с базальными жилками; нижняя пара базальных жилок начинается почти от основания и лишь иногда толще третичных жилок; последние отходят более или менее перпендикулярно к вторичным; мелкие жилки более высокого порядка образуют крупные полигональные ячейки; в зубчики и в бухточки входят краевые ответвления, причем в зубчики — более толстые ответвления.

Т и п: отпечаток 2Ае с противоотпечатком 2е колл. 449, Зайсанская впадина, г. Киин-Кериш, нижний олигоцен, аксыирская свита (Ильинская, 1963, табл. V, 2; рис. 6, *б*, *в*), хранится в Лаборатории палеоботаники БИН АН СССР.

Ampelopsis schischkinii Iljinskaja sp. nov.

Ampelopsis schischkinii Iljinskaja, 1963, l. c., стр. 178, табл. XII, *4*, *5*; рис. 15, inval.

Листья с тонкими черешками, цельные, с почти прямым или слегка выемчатым основанием и острой верхушкой, внезапно оттянутой в длинный кончик. Край крупно- и неровногородчато-зубчатый. Зубцы округлые, с насаженным коротким остроконечием. Базальные жилки в числе двух пар, из которых нижняя одинаковой толщины с остальными вторичными жилками, а верхняя более мощная. Жилки нижней пары развернуты под углом около 180° или слегка отклонены вниз, жилки верхней пары поднимаются довольно круто вверх, достигая верхней трети листа. Остальные вторичные жилки в числе 2—3 пар супротивные или попарно сближенные. Третичные жилки не видны.

Т и п: отпечаток 72а, колл. 449, Зайсанская впадина, г. Киин-Кериш, нижний олигоцен, аксыирская свита (Ильинская, 1963, табл. XII, *4*; рис. 15, б), хранится в Лаборатории полеоботаники БИН АН СССР.

ЛИТЕРАТУРА

И л ь и н с к а я И. А. (1963). Ископаемая флора горы Киин-Кериш Зайсанского бассейна. Ч. II. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. VIII, Палеоботаника, 4.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 10 III 1976.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.3 : 581.46 : 582.448.2

В. А. Верещагина

НЕКОТОРЫЕ ЭМБРИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ГИНОДИЭЦИЧНЫХ ВИДОВ *ECHIUM (BORAGINACEAE)*

V. A. VERESHCHAGINA. OF SOME SPECIAL EMBRYOLOGICAL FEATURES OF THE GYNODIOECIOUS SPECIES OF THE GENUS *ECHIUM (BORAGINACEAE)*

Излагаются результаты эмбриологического изучения обоеполых и функционально женских цветков у синяка *Echium vulgare* и обоеполых цветков у румянки *E. russicum*. В женской генеративной сфере синяка различия, связанные с полом, не выявлены.

Обнаружены эмбриологические различия изучаемых видов. Они таковы: у румянки полярные ядра перед оплодотворением не сливаются, а у синяка образуется центральное ядро; тем самым определяется разница в процессе двойного оплодотворения; у румянки формируется нуклеарный эндосперм, у синяка — гелобиальный с четкой дифференциацией на малую боковую и крупную центральную камеры.

Синяк обыкновенный *Echium vulgare* L. и румянка русская *E. russicum* J. F. Gmel. относятся к видам, популяции которых включают две половые формы цветков: нормальные обоеполые и с мужской стерильностью. Гинодиэция синяка известна давно (Дарвин, 1877), а у румянки описана в 1973 г. (Верещагина и Ермишина, 1973). Изучение мейоза и микроспорогенеза у разных половых форм цветков указанных видов показало, что появление особей с мужской стерильностью можно в значительной мере связать с разнообразными нарушениями мейоза (Верещагина, 1971а, б, 1975; Верещагина, Ермишина, 1973).

Дальнейшее исследования гинодиэции синяка, в частности, показали, что реальная семенная продуктивность у него далека от потенциальной; при этом женская форма уступает обоеполой в семенной продуктивности.

В связи с этим возникла необходимость изучить женскую генеративную сферу у разных половых форм цветков *E. vulgare* и *E. russicum*, чтобы определить, влияет ли мужская стерильность у гинодиэцичных видов на развитие и функционирование зародышевого мешка, зародыша и эндосперма.

Бурачниковые, к которым относятся названные виды, не принадлежат к числу эмбриологически хорошо изученных семейств. Наиболее подробные сведения по этому вопросу приводит в своей сводке Шнарф (Schnarf, 1931), опираясь на исследования Свенсона. В ней обобщены данные по ряду родов и видов бурачниковых, которые рассмотрены с разной степенью детальности; виды рода *Echium* почти не затронуты изучением, лишь для *E. plantagineum* сообщается о гелобиальном эндосперме. До настоящего времени сведения по этому роду не пополнились.

В нашем сообщении рассматриваются зародышевый мешок, развитие зародыша и эндосперма у *E. vulgare* и *E. russicum*. Полученные данные могут быть использованы не только для характеристики гинодиэции этих видов, но и как материал к познанию эмбриологии бурачниковых.

Материал и методика

Материал для изучения разных половых форм синяка был собран в учебном опытном хозяйстве Пермского университета «Предуралье», где он выращивался на делянках. Фиксация велась темпорально, вначале

каждые 30 мин. после искусственного опыления в течение 6 час., затем интервал увеличивался до 1 часа и материал фиксировали еще 12 час. Затем фиксация проводилась через 24 часа в течение 10 суток. Наряду с приготовлением срезов мы извлекали также целые семяпочки, которые располагаются по одной в гнездах завязи, окрашивали их ацетокармином и раздавливали, предварительно надорвав интегумент препаровальной иглой. Таким путем нам удалось выделить зародыши синяка начиная с 5—6-клеточного проэмбрио.

Материал для изучения румянки собран нами в Центрально-Черноземном заповеднике им. В. В. Алехина (Стрелецкая степь). Темпоральная фиксация проводилась трижды через двухчасовые интервалы после раскрывания цветков, затем через каждые 4 часа в течение суток и через 24 часа в течение 15 суток. У румянки исследовалась только обоеполая форма цветков.

В качестве фиксаторов использовалась смесь Чемберлена и спирт-уксусная кислота. Проводку и парафинирование материала проводили по общепринятой методике. Микротомные срезы толщиной 10—12 мкм окрашивали гематоксилином по Гейденгайну и Делафильду, а также фуксин-сернистой кислотой по Фёльгену с подкраской цитоплазмы светлым зеленым и оболочек алциановым синим. Рисунки сделаны с помощью микроскопа МБИ-3 и рисовального аппарата РА-4.

Результаты исследований

Изучение разных половых форм — обоеполой и функционально женской с мужской стерильностью — показало, что зародышевый мешок, зародыш и эндосперм у этих растений не имеют различий. Поэтому в изложении результатов мы опускаем ссылки на характер половой формы цветков.

Зрелый зародышевый мешок синяка обыкновенного состоит из 7 клеток: трехклеточный яйцевой аппарат, центральная клетка и три антиподы (рис. 1, *1*). Обнаруживаются четкие различия по ядрам между яйцеклеткой и синергидами. Ядро яйцеклетки меньше, чем ядра синергид, овальной формы, слабо хроматизованное; оно лежит в тонком тяже цитоплазмы в апикальном конце клетки. Центральную часть яйцеклетки занимает крупная вакуоль. Ядра синергид крупные, с многочисленными глыбками хроматина. В апикальной части синергид — небольшие вакуоли. Синергида, не разрушенная во время проникновения пыльцевой трубки в зародышевый мешок, довольно долго сохраняется после оплодотворения (рис. 1, *3*).

Самым крупным элементом зародышевого мешка является центральная клетка с ее ядром (рис. 1, *1*), которое лежит в тяже густой цитоплазмы около яйцеклетки. Большую часть центрального ядра занимает ядрышко, обладающее сложной структурой. Слияние полярных ядер в центральное происходит до того, как пыльцевая трубка проникает в зародышевый мешок. У женских цветков обычно это осуществляется перед раскрытием цветка. Обоеполые цветки протерандричны, у них слияние полярных ядер происходит после раскрывания цветка, когда рыльце созревает и готовится к приему пыльцы. Период созревания рыльца составляет в зависимости от условий цветения от 30 мин. до 2 час.

Антиподы в зрелом зародышевом мешке обнаруживают признаки дегенерации, их цитоплазма сильно окрашивается, ядра плохо различимы (рис. 1, *1*).

Прорастание пыльцевой трубки длится около 20 час., по истечении этого времени в зародышевом мешке наблюдаются картины двойного оплодотворения. Мы не ставим себе целью в данном сообщении дать детальное описание этого процесса (позднее это будет сделано особо), а рассматриваем лишь основные этапы двойного оплодотворения, предшествующие развитию зародыша и эндосперма.

Контакт спермиев с ядром яйцеклетки и ядром центральной клетки происходит почти одновременно. Однако растворение первого спермия

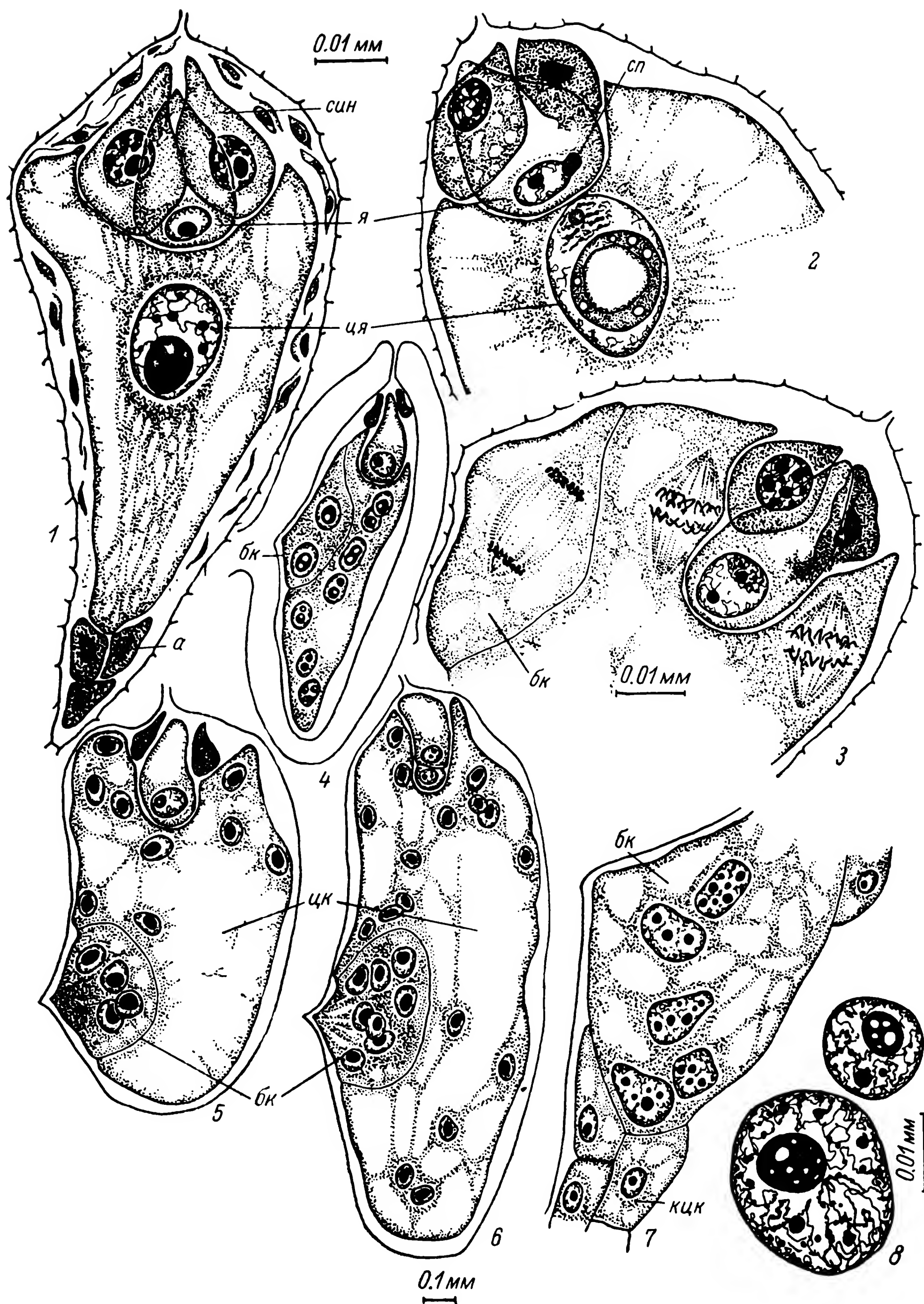


Рис. 1. Развитие гелобиального эндосперма у *Echium vulgare*.

1 — зародышевый мешок; *2* — двойное оплодотворение, контакт первого спермия с ядром яйцеклетки и растворение второго спермия в центральном ядре; *3* — растворение спермия в ядре яйцеклетки, обособление боковой камеры эндосперма, ядра эндосперма претерпевают второй цикл делений; *4—5* — зигота, центральная и боковая камеры эндосперма; *6* — двуклеточный проэмбрио, увеличение числа ядер эндосперма; *7* — образование клеток в центральной камере эндосперма, в боковой камере ядра свободны; *8* — сравнительные размеры ядер центральной (вверху) и боковой камер эндосперма.

син — синергиды, *я* — яйцеклетка, *ця* — центральное ядро, *а* — антиподы, *сп* — спермий, *бк* — боковая камера, *цк* — центральная камера, *кцк* — клетки центральной камеры.

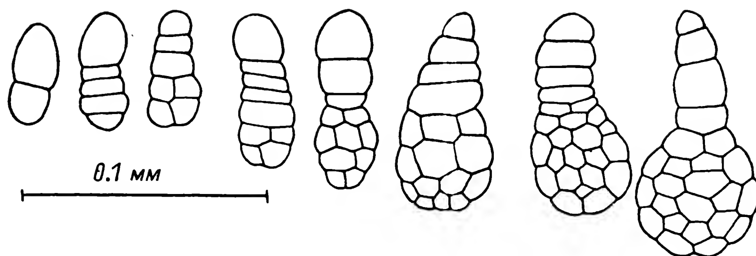


Рис. 2. Последовательные ранние стадии развития зародыша у *Echium vulgare*.

в ядре яйцеклетки наблюдается значительно позднее, чем слияние второго спермия с ядром центральной клетки. В то время как первый спермий находится лишь в контакте с ядром яйцеклетки, в центральном ядре наблюдается деспирализация хромосом второго спермия и выделяется ядрышко (рис. 1, *2*). Полное растворение первого спермия осуществляется, когда уже имеется несколько ядер эндосперма. Образовавшаяся зигота продолжительное время находится в состоянии интерфазы, и ее деление наступает, когда полость зародышевого мешка уже выстлана эндоспермальной пленкой (рис. 1, *6*). Первое деление первичного ядра эндосперма сопровождается образованием клеточной перегородки, делящей центральную клетку на две неравные камеры — крупную центральную и малую боковую (рис. 1, *3*). Боковая камера прилегает к халазе однопокровной семяпочки (рис. 1, *4*). Часть боковой камеры, прилегающая к интегументу, конусообразно врастает в него, при этом часть клеток интегумента разрушается. В. А. Поддубная-Арнольди (1964) указывает, что весьма часто при гелобиальном типе эндосперма халазальная или боковая камеры играют роль гаустория. Наблюдаемые картины внедрения боковой камеры в ткань интегумента свидетельствуют в пользу этого предположения. Последующие деления приводят к образованию свободных ядер как в боковой, так и в центральной камерах. При этом темп деления ядер в последней значительно выше. На третьи сутки после опыления при двуклеточном проэмбрио центральная камера заполняется ядрами эндосперма, тогда как в боковой их число достигает 8—12 (рис. 1, *6*).

Цитоплазма в боковой камере первоначально мало вакуолизована, густо окрашивается, располагается радиальными тяжами. В центральной камере ядра, энергично делясь, остаются свободными 8—9 суток, зародыш к этому времени приобретает шаровидную форму. К концу этого срока в центральной камере начинается заложение перегородок, которые постепенно рассекают цитоплазму на клетки, образующиеся в направлении от периферии к центру. В боковой камере эндосперм остается нуклеарным, но к этому времени значительно изменяется: цитоплазма сильно вакуолизируется, а ядра становятся крупнее, чем в центральной камере (рис. 1, *7*, *8*); возможно, что низкий темп деления и увеличение размеров ядер в боковой камере связаны с их полиплоидизацией. Теперь имеется много данных о частой полиплоидизации ядер в эндосперме и особенно в эндоспермальных гаусториях (Иоффе, 1971).

При дальнейшем развитии эндосперма, на 10—11-е сутки после оплодотворения, когда у зародыша начинают формироваться семядоли, клеточные перегородки возникают и в боковой камере. После образования клеток центральная и боковая камеры сливаются, и только размеры ядер (более крупные в боковой) указывают некоторое время на их происхождение.

Первое деление зиготы происходит через 36—48 час. и сопровождается образованием поперечной перегородки, отделяющей апикальную клетку от базальной. Последующие деления происходят сначала в базальной, а затем в апикальной клетке тоже в поперечном направлении (рис. 2). В результате формируется 4—5-клеточный зародыш с линейным расположением клеток. Затем деление клеток, образовавшихся из апикальной, приводит к развитию шаровидного зародыша. Первые признаки его дифференциации

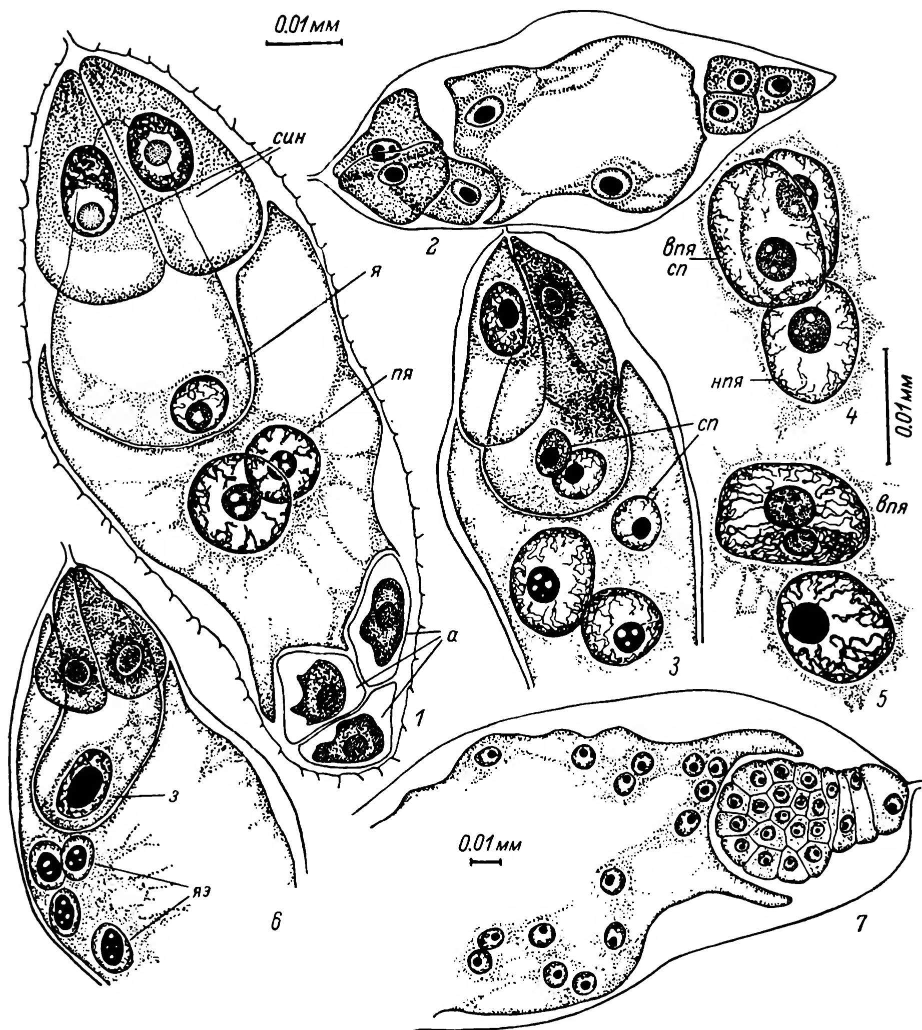


Рис. 3. Образование нуклеарного эндосперма у *Echium russicum*.

1 — зародышевый мешок; *2* — зародышевый мешок, впоследствии дегенерирующий; *3* — двойное оплодотворение, один спермий в контакте с ядром яйцеклетки, другой — в центральной клетке; *4—5* — последовательные стадии слияния спермия с верхним полярным ядром; *6* — зигота и первые ядра эндосперма; *7* — шаровидный зародыш и нуклеарный эндосперм.
син — синергиды, *я* — яйцеклетка, *пя* — полярные ядра, *а* — антиподы, *сп* — спермий, *впя* — верхнее полярное ядро, *нпя* — нижнее полярное ядро, *з* — зигота, *яэ* — ядра эндосперма.

обнаруживаются на 8—9-е сутки. Апикальная часть уплощается, и закладываются бугорки будущих семядолей. На 10-е сутки после опыления семядоли уже хорошо выражены. Совершенно сходным образом развивается зародыш и у румянки русской. По классификации Шнарфа (Schnarf, 1927—1929), развитие зародыша синяка можно отнести к типу *Solanaceae* или к Solanad-типу по Джогансену (Johansen, 1950), так как основные части зародыша образуются из апикальной клетки, а подвесок и гипофиз — из базальной.

Зародышевый мешок румянки русской 7-клеточный, но в отличие от синяка 8-ядерный (рис. 3, *1*). Слияние полярных ядер перед оплодотворением не происходит. Шнарф (1931) полагает, что то же имеет место у всех бурачниковых. Антиподы в зародышевом мешке сохраняются, но так же, как у синяка, имеют признаки дегенерации: плохо различимые ядра, сжатая, густо окрашивающаяся цитоплазма. Яйцеклетка и полярные ядра дают слабую нуклеальную реакцию, а ядра синергид красятся ярко.

Наряду с нормально дифференцированными у румянки встречаются зародышевые мешки с признаками дегенерации (рис. 3, *2*). Они меньше

нормальных, со слабыми различиями яйцевого и антиподального комплексов, с несблизившимися полярными ядрами. В дальнейшем ядра таких зародышевых мешков принимают уродливую многолопастную форму, в цитоплазме появляются Фёльген-положительные капли и глыбки. Причины появления дегенерирующих зародышевых мешков неясны, связь их с половыми формами цветков не установлена; необходимы дальнейшие исследования.

Проникновение пыльцевой трубки в зародышевый мешок у румянки осуществляется несколько раньше, чем у синяка. Спермии в зародышевом мешке обнаруживались уже через 4 часа после опыления. Пыльцевая трубка проникает в зародышевый мешок через одну из синергид, которая при этом разрушается. Вторая синергида сохраняется во время оплодотворения. Спермии вступают в контакт с яйцеклеткой и верхним полярным ядром почти одновременно. Несмотря на то что полярные ядра сближены перед оплодотворением и зачастую лежат рядом, они хорошо отличаются друг от друга, так как полярное ядро, лежащее около яйцеклетки, заметно крупнее нижнего (рис. 3, *1*). Спермий, проникающий в центральную клетку, имеет несколько вытянутую или овальную форму и хорошо выраженное ядрышко (рис. 3, *4*).

Округлая или слегка эллиптическая форма спермиев при входе в зародышевый мешок, которую они сохраняют и при контакте с ядром яйцеклетки и вторичным ядром зародышевого мешка, отмечается у видов, относящихся к различным родам и семействам; список этих видов дала Поддубная-Арнольди (1964). О присутствии ядрышек в спермиях данные противоречивы; обзор литературы по этому вопросу имеется у Магешвари (1954). У некоторых растений одно или несколько ядрышек в спермиях хорошо выражены, например у *Orchis maculatus*.

Изучение состояния спермиев в центральной клетке зародышевого мешка румянки показало, что форма их может меняться от овальной или слегка удлиненной до округлой; спермии, как и полярные ядра, имеют умеренно выраженную хроматиновую сеточку и четко видимое ядрышко. Когда полярное ядро находится в контакте со спермием перед слиянием с ним, различить их трудно или почти невозможно.

Литературных сведений о строении спермиев у бурачниковых мы не нашли.

Растворение спермия в полярном ядре сопровождается появлением в нем хроматиновых нитей (рис. 3, *5*). Оплодотворенное верхнее полярное ядро сливается затем с нижним. Иногда контактирующие ядра (полярные и спермий) располагаются тесной группой, однако одновременного тройного слияния не происходит (рис. 3, *4*).

В ядре яйцеклетки растворение первого спермия завершается быстрее, чем слияние второго спермия и полярных ядер. Во время слияния спермия с верхним полярным ядром в ядре яйцеклетки еще различимы два ядрышка, а к тому моменту, когда завершается образование первичного ядра эндосперма, зигота уже сформирована, но она долгое время остается в интерфазе (рис. 3, *6*); первый митоз происходит, когда полость зародышевого мешка уже заполнена ядрами эндосперма.

Образование ядер эндосперма не сопровождается появлением клеточных оболочек, т. е. эндосперм румянки в отличие от синяка нуклеарного типа (рис. 3, *7*). Подсчет числа хромосом во время митоза в ядрах эндосперма показал, что в метафазной пластинке их 36, что соответствует триплоидному набору. Диплоидное число было определено нами во время мейоза в микроспороцитах, оно равно 24 (Верещагина, Ермишина, 1973) и согласуется с данными справочника «Хромосомные числа цветковых растений» (1969). Таким образом, двойное оплодотворение у румянки осуществляется нормально. Переход ядерного эндосперма к клеточному происходит, когда сформируется шаровидный зародыш — через 8—9 суток после опыления.

Итак, особенности двойного оплодотворения у румянки определяются тем, что полярные ядра до оплодотворения не сливаются. Эндосперм у нее нуклеарного типа.

Обсуждение результатов

Изученные нами виды относятся к одному роду семейства бурачниковых. Они различны в морфологическом и цитологическом отношениях и, как теперь выяснилось, также и в эмбриологическом плане. Морфологические различия *E. vulgare* и *E. russicum* проявляются в габитусе этих растений, окраске и форме цветка, а также в строении гинецея. Румянка русская имеет цельное рыльце, синяк обыкновенный — вильчатое. По этому признаку указанные виды отнесены к разным секциям — *Holostigma* и *Schizostigma* (Попов, 1953).

Изученные виды различаются хромосомными числами. Согласно нашим и литературным данным (Хромосомные числа цветковых растений, 1969), число хромосом у *E. vulgare* 2n=32, у *E. russicum* 2n=24. Кроме того, там же приводится число хромосом для *E. rubrum* Jacq. 2n=12. Но *E. russicum* J. F. Gmel. и *E. rubrum* Jacq. — синонимы (Попов, 1953). Вероятно, в пределах этого вида встречаются диплоидная и тетраплоидная формы. Для *E. vulgare* также указываются два числа — 2n=16 и 32; это позволяет считать, что у синяка обыкновенного имеются также диплоидная и тетраплоидная расы. Таким образом, основное число хромосом у *E. russicum* равно 6, у *E. vulgare* — 8. Основное число хромосом, по мнению Н. А. Чуксановой (1974), — один из критериев установления родственных отношений между видами, принадлежащими к определенной группе. В данном случае можно заключить, что изученные виды имеют цитологические различия.

Эмбриологическое изучение также обнаружило разницу между *E. vulgare* и *E. russicum*. Во-первых, они различаются по строению зрелого зародышевого мешка: у *E. vulgare* полярные ядра сливаются, образуя центральное ядро зародышевого мешка, у *E. russicum* они остаются свободными перед оплодотворением. Тем самым определяется разница в процессе двойного оплодотворения. У синяка второй спермий сливается с центральным ядром, у румянки происходит вначале слияние спермия с верхним полярным ядром, а затем оплодотворенное полярное ядро сливается с неоплодотворенным. Во-вторых, у изученных видов разный тип образования эндосперма. *E. vulgare* характеризуется гелобиальным эндоспермом, а *E. russicum* имеет типичный нуклеарный эндосперм. Для бурачниковых Шнарф описал все три возможных типа эндосперма — нуклеарный, целлюлярный и гелобиальный. Однако они зарегистрированы в разных родах семейства. Виды, рассматриваемые нами, принадлежат к одному роду, и в этом смысле полученные данные несколько неожиданны.

Общим для характеризуемых нами видов является наличие гинодиэции. Дифференцированное изучение разных половых форм цветков *E. vulgare* не обнаружило каких-либо отклонений и особенностей, связанных с полом. По всей вероятности, женская генеративная сфера у обоеполых растений и растений с мужской стерильностью при гинодиэции функционируют одинаково. В отношении *E. russicum* выводы делать преждевременно, необходим детальный анализ разных половых форм, чтобы выяснить, с чем связано появление дегенерирующих зародышевых мешков.

Особого внимания заслуживает вопрос о связи гинодиэции с апомиксисом. С. С. Хохлов (1968) считает такую связь весьма вероятной, поскольку у многих гинодиэцичных видов отмечен апомиксис. По его мнению, у видов, перешедших на апомиктический путь размножения, происходят преобразования цветка и внутривидовая дифференциация типа гинодиэции; поэтому гинодиэцию можно рассматривать как один из признаков апомиксиса. Мы не отвергаем этого предположения в целом, тем более что у двух видов из семейства бурачниковых обнаружен апомиксис (Хохлов, 1967). В отношении апомиксиса у рода *Echium* литературные данные отсутствуют.

У синяка и румянки мы не обнаружили признаков апомиксиса. Развитию зародыша и эндосперма предшествует, как мы пытались показать выше, процесс двойного оплодотворения.

Дальнейшее изучение других видов *Echium*, на наш взгляд, будет представлять интерес как материал к познанию гинодиэции, а также для целей систематики этого рода.

ЛИТЕРАТУРА

В е р е щ а г и н а В. А. (1971а). Микроспорогенез у гинодиэцичного вида *Echium vulgare* L. Бот. ж., 56, 8. — В е р е щ а г и н а В. А. (1971б). Микроспорогенез у гинодиэцичного вида *Echium vulgare* L. Матер. 5 Всесоюзного симпозиума по эмбриологии, Кишинев. — В е р е щ а г и н а В. А. (1973). Микроспорогенез у некоторых бурачниковых и губоцветных с устойчивой мужской стерильностью. Матер. симп. «Половой процесс и эмбриогенез растений». М. — В е р е щ а г и н а В. А. (1975). Цитология мужской стерильности у гинодиэцичных видов. Тез. докл. XII МБК. — В е р е щ а г и н а В. А., О. М. Е р м и ш и н а. (1973). Изучение мейоза в микроспороцитах у половых форм цветков *Echium russicum* J. F. Gmel. (*Boraginaceae*). Бот. ж., 58, 12. — Д а р в и н Ч. (1877). Разные формы цветков у растений одного и того же вида. Сочинения, 7, 1948. — И о ф ф е М. Д. (1971). Полиплоидия в эндосперме цветковых растений. В кн.: Проблемы эмбриологии, Киев. — М а г е ш в а р и П. (1954). Эмбриология покрытосеменных. — П о д д у б н а я - А р н о л ь д и В. А. (1964). Общая эмбриология покрытосеменных растений. — П о п о в М. Г. (1953). Сем. *Boraginaceae* G. Don. Флора СССР, XIX. — Х о х л о в С. С. (1967). Апомиксис: классификация и распространение у покрытосеменных растений. Усп. совр. генет., 1. — Х о х л о в С. С. (1968). Происхождение гинодиэцичных видов в свете исследований эволюции цветка при апомиксисе. В кн.: Апомиксис и цитоэмбриология растений. Саратов. — Х р о м о с о м н ы е числа цветковых растений. (1969). Под ред. Ан. А. Федорова. — Ч у к с а н о в а Н. А. (1974). Эволюция кариотипов растений. Усп. совр. генет., 5. — J o h a n s e n D. A. (1950). Plant embryology. — S c h n a r f K. (1927—1929). Embryologie der Angiospermen. — S c h n a r f K. (1931). Vergleichende Embryologie der Angiospermen.

Пермский государственный университет. Получено 6 X 1975.

УДК 001.4 : 582 : 582.26

И. В. Макарова

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПАНЦИРЯ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *THALASSIOSIRA* CL. И ЕЕ ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

I. V. M A K A R O V A. MORPHOLOGICAL VARIABILITY OF THE FRUSTULA IN SOME SPECIES OF THE GENUS *THALASSIOSIRA* CL. AND ITS TAXONOMIC SIGNIFICANCE

Рассматриваются основные наиболее изменчивые морфологические признаки рода *Thalassiosira* Cl., диапазон их варьирования в зависимости от внешних условий, а также значение характерных признаков для таксономии рода. Приводятся основные таксономические признаки рода *Thalassiosira* Cl., его секций и видов.

Настоящая статья представляет собой одну из серии работ, публикация которых начата мною с целью уточнения и расширения диагнозов видов рода *Thalassiosira* Cl., выявления значимости отдельных признаков и их использования в таксономии рода (Макарова, 1974а, 1975а, 1976; Макарова и др., 1976).

Большинство признаков подвержено значительным изменениям, нередко зависящим от факторов среды. Поэтому некоторые виды можно с уверенностью различить лишь в том случае, когда имеется достаточно данных не только о структуре и ее изменчивости, но также о биологии, физиологии, экологии и географии вида. Морфология панцирей одного и того же вида, представленного популяциями, обитающими в различных условиях, может значительно изменяться.

Почти каждый морфологический признак можно использовать в таксономии, особенно если известен диапазон его изменчивости, при этом ценность его будет не всегда одинакова. Существуют различия во взглядах систематиков на значение признаков, а вследствие этого возникают

некоторые противоречия в таксономии и номенклатуре (Hasle, 1968; Макарова, 1971) или создается «неуверенность», как отмечает Гейслер (Geissler, 1970).

В настоящее время уже имеется немало сведений о многообразии и изменчивости морфологической структуры панцирей у различных видов диатомей. Это дает возможность выявить степень варьирования какого-либо признака или совокупности признаков одного таксона. На основании данных, полученных с использованием как светового микроскопа (СМ), так и электронного микроскопа (ЭМ) при изучении диатомовых водорослей, Гейслер (Geissler, 1970) поставила несколько вопросов, касающихся изменчивости структурных элементов, которые можно отнести и к створкам рода *Thalassiosira*: 1) в каком диапазоне варьируют основные признаки?; 2) изменяются ли структуры, видимые только в ЭМ, так же, как и структуры, различаемые в СМ?; 3) существуют ли, кроме изменчивых признаков, постоянные?; 4) влияют ли внешние факторы на изменчивость структурных элементов?; 5) какое значение имеют характерные признаки для таксономии рода?

Рассмотрим все эти вопросы применительно к роду *Thalassiosira*.

1. Морфологическая изменчивость широко распространена у диатомовых водорослей. Диапазон варьирования некоторых признаков структуры створки диатомей часто очень велик. У многих видов *Thalassiosira* подвержены изменчивости следующие признаки: количество в 10 мкм и форма ареол и количество и расположение трубковидных подпертых выростов, являющихся характерными признаками структуры панциря не только рода, но и всего семейства *Thalassiosiraceae* (изменчивость этих признаков будет рассмотрена в пункте 2). Кроме того, наши наблюдения показали, что диаметр клетки у талассиозир подвержен значительной изменчивости, особенно при быстром и продолжительном делении. Так, например, изучая в культурах деление *Thalassiosira rotula* Meunier и *T. excentrica* (Ehr.) Cl. (Макарова, Ланская, 1974), мы отметили уменьшение клеток в диаметре в 3 раза по сравнению с первоначальным размером после месяца культивирования. В то же время высота клеток оставалась постоянной. При этом заметно изменялось отношение высоты к ширине клетки (до 30%). В результате изменялся и объем клеток, который уменьшался во время деления, но после образования ауксоспор опять восстанавливался до максимальной величины. Это с полной очевидностью указывает на взаимосвязь между величиной клеток и некоторыми жизненными процессами (скорость деления, образование ауксоспор).

2. Установлено, что структуры, видимые только в ЭМ, подвержены изменениям так же, как и структуры, различимые в СМ. Тонкие структуры также используются в качестве таксономических признаков, особенно величина, форма и местоположение щелевидных выростов, наружная и внутренняя длины трубковидных подпертых выростов. Эти признаки можно выявить только в сканирующем электронном микроскопе (СЭМ), они наиболее постоянны, хотя у некоторых видов все же подвержены изменчивости.

Изменчивость одного и того же признака часто очень велика и различна у разных видов. Так, например, у *Thalassiosira subtilis* (Ostf.) Gran на створке бывает различное количество колец трубковидных подпертых выростов (от одного до нескольких). Вследствие этого были описаны три вида: с одним кольцом — *T. monoporocyclus* Hasle, с двумя кольцами — *T. diporocyclus* Hasle и с тремя — *T. subtilis* (Ostf.) Gran (Hasle, 1972a). Однако, располагая большим материалом по этому виду из различных местообитаний, я наблюдала экземпляры с четырьмя кольцами трубковидных подпертых выростов, которые встречались всегда вместе (в одной пробе!) с другими экземплярами, имеющими меньшее число колец. Положение щелевидного выроста на створке тоже менялось, хотя Хасле отмечает его постоянство (табл. I, II). Следуя принципам Хасле, мне, вероятно, надо было описать еще один вид. Учитывая одинаковые экологические условия и географическое распространение как объективные характери-

стики вида, мне кажется нецелесообразным выделять эти виды в качестве самостоятельных таксонов. Их следует рассматривать в пределах одного полиморфного вида или в крайнем случае считать разновидностями этого вида (Макарова, 1974б). Наблюдая в культурах за *T. fluviatilis* Hust. из Каспийского моря, *T. pseudonana* (Hust.) Hasle et Heimdal — из Черного моря и *T. rotula* Meunier — из Ионического моря и Атлантического океана (Канарское течение), я отметила у этих видов также варьирование числа центральных трубковидных подпертых выростов. У *T. rotula* они образуют пучок, состоящий из 9—27 выростов (Макарова, 1974а, табл. I—III), а у *T. fluviatilis* они или одиночные (5—6) (Kolbe, 1948, tab. 9, 22; Hasle, 1962, tab. I, 1a, b) или многочисленные (табл. III, *1*; IV, см. вклейку), при этом они беспорядочно расположены в центре или же чаще образуют маленькое или большое кольцо (табл. III, *2—4*; Hasle, 1962, tab. I, *2—4*). У *T. pseudonana* изменчивы число краевых трубковидных подпертых выростов в 10 мкм, а также местоположение одиночного центрального подпертого выроста, находящегося близ центра створки (табл. V, см. вклейку). Иногда отмечались два таких выроста (Takano, 1964, tab. 1, 2), или они отсутствовали на створке. Изменчивы также число и расположение краевых подпертых выростов у *T. fluviatilis*. Они иногда образуются вне краевого кольца ближе к загибу створки (табл. III, *6*). У *T. excentrica* изменяются частота и регулярность расположения краевых шипов и подпертых выростов, а также число подпертых выростов, рассеянных по всей створке (табл. VI, см. вклейку; Макарова, Ланская, 1974, табл. II, *1*). Вполне возможно, что отмеченные колебания в размерах клеток, количестве структурных элементов на створках и их расположении зависят не только от среды обитания, но и от физиологических особенностей клетки того или иного вида.

3. Наряду с изменчивыми признаками существуют постоянные. Примером этого могут быть расположение ареол и центрального подпертого выроста, окруженного желобком, у *T. subtilis*. Эти признаки постоянны и независимы от других, меняющихся (табл. I, II). Не изменяются положение и форма одиночного щелевидного выроста у *T. pseudonana*, *T. fluviatilis* (табл. III, *2*, *5*; V, *1—4*) и *T. rotula*. При этом у каждого из этих видов вырост имеет свою характерную форму.

4. Отмеченная нами морфологическая изменчивость у видов *Thalassiosira* большей частью обусловлена экологическими факторами и носит приспособительный характер. Иногда эти изменения бывают незначительными или нестойкими и при восстановлении прежних условий обитания исчезают. Одни и те же виды, обитающие в разных морях, т. е. в неодинаковых условиях (различная соленость, минерализация, разное содержание биогенов, различная температура, освещенность, глубина и пр.), приспосабливаются к этим условиям, что в свою очередь накладывает свой отпечаток на их морфологию. Так, например, у *T. excentrica* из разных местообитаний створки различаются количеством и расположением структурных элементов (табл. VI), а у *T. rotula* в культуре нами отмечено разное число подпертых выростов, образующих розетку в центре створки (Макарова, 1974а).

Известно, что кремний необходим для развития диатомей, особенно в период их размножения. Обычно в морской воде его достаточно, однако при интенсивном размножении диатомей он может лимитировать их количественное развитие. Недостаточное содержание в среде (как природной, так и культуральной) кремния, необходимого для построения панциря, не только замедляет деление клеток, но и вызывает уменьшение толщины панциря. Отсутствие же кремния в среде или его малое количество (0.5 мг/л и ниже) приводит к тому, что процесс деления клеток прекращается. Изученные нами *T. rotula* и *T. pseudonana* имеют довольно тонкий, слабо кремнеземный панцирь (табл. V), что отмечено и в литературе (Hasle, Heimdal, 1970), однако потребность в кремнии у них высокая. Повышенное содержание в воде кремния ускоряет развитие *T. pseudonana* (Smayda, 1964).

Как известно, фосфор играет большую роль в развитии диатомей и содержание его в морской воде оказывает существенное влияние на их количественное развитие. Однако отмечено, что в природе и в условиях культуры фосфор нередко слабо усваивается даже при значительном содержании его в среде. Это объясняется недостаточным содержанием азота, способствующего ассимиляции фосфора (Smayda, 1970; Макарова, Ланская, 1974). Поэтому при оценке влияния факторов среды на водоросли необходимо учитывать не только отдельные факторы, но и их комплексы и взаимосвязь (Федоров и др., 1972). Исключение одного фактора или замена его другим почти невозможны. Напротив, увеличение или уменьшение количества какого-либо фактора может благоприятствовать росту и развитию водорослей (Smayda, 1964, 1970).

Обнаруженную и изученную нами изменчивость можно квалифицировать отчасти как индивидуальную — возрастную, связанную с циклом развития вида, а частично как экологическую, зависящую от условий среды.

Изучение тонких морфологических структур с помощью ТЭМ и СЭМ будет способствовать пониманию функций структурных элементов и поможет объяснить многие взаимосвязи организма со средой. На эти вопросы необходимо обратить особое внимание при изучении экологии диатомей.

5. Как уже сказано выше, разные популяции одного и того же вида, обитающие в различных условиях, могут значительно отличаться по некоторым морфологическим признакам. Определение видовой принадлежности отдельных клеток или панцирей зачастую бывает затруднительно, если отсутствуют другие данные о виде, например по его географии или экологии. Поэтому под характерными признаками необходимо понимать не только морфологические структуры, но также экологические и географические особенности вида, на что особенно следует обратить внимание в систематике диатомей, так как эти особенности до сих пор не принимались во внимание в достаточной степени. Известный диатомолог Кольбе (Kolbe, 1927) указал, что при разграничении таксонов необходимо учитывать три момента: качественные признаки, наличие переходов к сходным формам и связь их с экологическим типом местообитания. Необходимо добавить четвертый момент, который, к сожалению, еще недостаточно используется в систематике диатомовых водорослей: географическое распространение видов и связанная с ним изменчивость морфологических признаков.

Как следует из приведенных выше, а также из литературных данных (Hustedt, 1958; Макарова, 1973), на примере рода *Thalassiosira* отчетливо выявляется зависимость морфологических особенностей от экологических факторов и географического распространения. Так, представители разных секций рода *Thalassiosira* обитают преимущественно в разных географических зонах (Макарова, 1973). В зависимости от местообитания изменяются и некоторые морфологические особенности, например число шипов и подпертых выростов в 10 мкм у *T. excentrica*, а также степень регулярности в распределении и числе подпертых выростов по всей створке (табл. VI).

Сведения, полученные с помощью морфолого-географического метода, с полной очевидностью свидетельствуют о его перспективности и значении в таксономии диатомей. Полученная информация об ультраструктуре диатомей может также с достаточным основанием использоваться в таксономии. Электронномикроскопические данные с большим успехом применяются в систематике тех групп диатомей, у которых таксономически важные структуры находятся за пределами возможностей СМ. Так, например, на основе изучения с помощью ЭМ виды с канальным швом были переведены из рода *Fragilaria* в род *Fragilariopsis* (Hasle, 1965), который позже был преобразован в новую секцию рода *Nitzschia* (Hasle, 1972б). Получены дополнительные сведения о панцирях малого размера и тонкоструктурных, позволившие идентифицировать их (Кузьмин и др.,

1970; Михайлов, 1975). В роде *Thalassiosira* также осуществлены значительные преобразования: у ряда видов, панцири которых считались бесструктурными, стали известны многие детали структуры (Hasle, 1968, 1972a; Hasle, Heimdal, 1970; Макарова, 1974а, б). Кроме того, в этот род переведены виды из других родов — *Cyclotella nana* Hust., *Cylindropyxis profunda* Hendey (Hasle, Heimdal, 1970; Hasle, 1973).

В качестве морфологических признаков, характеризующих род, его секции и виды, необходимо учитывать следующие элементы структуры.

Признаки рода *Thalassiosira*

1. Наличие студенистого тяжа (тяжей), соединяющего клетки в колонию.
2. Присутствие краевых трубковидных подпертых выростов (образующих одно кольцо или несколько).
3. Присутствие центральных трубковидных подпертых выростов (от одного до многих).
4. Один или несколько щелевидных выростов (двугубые выросты).
5. Радиальное или тангенциальное расположение ареол на створках.

Признаки секций рода *Thalassiosira*

Характер расположения рядов ареол на створке.

Признаки видов у рода *Thalassiosira*

Основные признаки

Признаки, видимые в СМ

1. Число колец, образованных краевыми трубковидными подпертыми выростами.
2. Наличие или отсутствие по всей створке трубковидных подпертых выростов.
3. Число центральных трубковидных подпертых выростов.
4. Местоположение центральных подпертых выростов.
5. Местоположение и количество щелевидного выроста (двугубого выроста).
6. Наличие или отсутствие краевых шипов и замкнутых выростов.
7. Количество краевых трубковидных подпертых выростов в 10 мкм.
8. Количество ареол на створке в 10 мкм.

Видимые в СЭМ и ТЭМ

1. Форма краевых трубковидных подпертых выростов.
2. Размеры внутренней и наружной частей у трубковидных подпертых выростов.
3. Форма наружной части щелевидного выроста.
4. Величина щелевидного выроста.
5. Структура ареол.
6. Количество пор на велум в 10 мкм.

Дополнительные признаки

1. Число тяжей.
2. Толщина тяжей.
3. Расстояние между клетками в колонии.
4. Форма клетки с пояска.
5. Высота клетки.
6. Число вставочных ободков.
7. Диаметр створки.
8. Наличие покоящихся спор и ауксоспор.

ЛИТЕРАТУРА

К у з ь м и н Г. В., И. В. М а к а р о в а, Л. Н. В о л о ш к о. (1970). О нахождении в Волге малоизвестной диатомовой водоросли *Stephanodiscus subtilis* (Van Goor) A. Cl. Гидробиология, 3. — М а к а р о в а И. В. (1971). О морфологии и таксономии рода *Thalassiosira* Cl. Нов. сист. низш. раст., 8. — М а к а р о в а И. В. (1973). Морофолого-географический метод и его значение в таксономическом изучении диатомовых водорослей. Тез. докл. V делегат. съезда ВБО. — М а к а р о в а И. В. (1974а). О морфологии *Thalassiosira rotula* Meunier. Нов. сист. низш. раст., 11. — М а к а р о в а И. В. (1974б). О принципах видовой и внутривидовой систематики у диатомовых водорослей. Бот. ж., 59, 2. — М а к а р о в а И. В. (M a k a r o v a I. V.). (1975а). Variability of the fine structure in species of genus *Thalassiosira* Cl. Тр. XII МБК, тез. докл. — М а к а р о в а И. В. (1975б). О систематическом положении рода *Thalassiosira* Cl. и филогения семейства *Thalassiosiraceae* Lebour emend. Hasle (*Bacillariophyceae*). Бот. ж., 60, 10. — М а к а р о в а И. В. (1976). Новые данные о морфологии нескольких видов рода *Thalassiosira* Cl. из Тихого океана, изученных с помощью трансмиссионного электронного микроскопа. Бот. ж., 61, 5. — М а к а р о в а И. В., Г. В. К у з ь м и н, Л. П. Р я б к о в а. (1976). Новые данные о морфологии панциря *Thalassiosira incerta* Makar. и *Stephanodiscus tenuis* Hust. (*Bacillariophyta*). Нов. сист. низш. раст., 13. — М а к а р о в а И. В., Л. А. Л а н с к а я. (1974). Влияние факторов среды на скорость деления *Thalassiosira rotula* Meunier и *Th. excentrica* (Ehr.) Cl. в условиях культуры. Бот. ж., 59, 10. — М и х а й л о в В. И. (1975). Морфологическая изменчивость двух видов рода *Nitzschia* Hass., обрастающих колонии планктонных синезеленых водорослей. Бот. ж., 60, 3. — Ф е д о р о в В. Д., Т. И. К о л ь ц о в а, К. А. К о к и н, Т. В. Х л е б о в и ч. (1972). Изучение потребности массовых форм фитопланктона Белого моря в элементах минерального питания методом планируемых добавок. Бот. ж., 57, 4. — G e i s s l e r U. (1970). Die Schalenmerkmale der Diatomeen — Ursachen ihrer Variabilität und Bedeutung für die Taxonomie. Beihefte Nova Hedwigia, 31. — H a s l e G. R. (1962). The morphology of *Thalassiosira fluviatilis* from the polluted inner Oslofjord. Nytt Mag. Bot., 9. — H a s l e G. R. (1965). *Nitzschia* and *Fragilariopsis* species studied in the light and electron microscopes. II. *Pseudonitzschia*. Skrifter utigitt av Det Norske Vineskaps—Akademi. Oslo. 1. Mat.-Naturw. Klasse, № 18. — H a s l e G. R. (1968). The valve processes of the centric diatoms genus *Thalassiosira*. Nytt Mag. Bot., 15, 3. — H a s l e G. R. (1972а). *Thalassiosira subtilis* (*Bacillariophyceae*) and two allied species. Norweg. J. Bot., 19, 2. — H a s l e G. R. (1972б). *Fragilariopsis* Hustedt as a section of the genus *Nitzschia* Hassal. Beihefte Nova Hedwigia, 39. — H a s l e G. R. (1973). Some marine plankton genera of the diatom family *Thalassiosiraceae*. Beihefte Nova Hedwigia, 45. — H a s l e G. R., G. A. F r y x e l l. (1972). *Thalassiosira excentrica* (Ehr.) Cl., *T. symmetrica* sp. nov. and some related centric diatoms. J. Phycol., 8, 4. — H a s l e G. R., B. R. H e i m d a l. (1970). Some species of the centric diatom genus *Thalassiosira* studied in the light and electron microscopes. Beihefte Nova Hedwigia, 31. — H a s l e G. R., B. R. H e i m d a l, G. A. F r y x e l l. (1971). Morphologic variability in fasciculated diatoms as exemplified by *Thalassiosira tumida* (Janisch.) Hasle, comb. nov. Biology of the Antarctic Seas, 4. Antarctic Res. Ser., 17. — H u s t e d t F. (1958). Diatomeen aus der Antarctics und dem Südatlantik. Deutsche Antarkt. Exped. 1938/39, 2. — K o l b e R. W. (1927). Zur Ökologie, Morphologie und Systematik der Brackwasser-Diatomeen. (Die Kieselalgen des Sperenberger Salzgebietes). Pflanzenforschung, 7. — K o l b e R. W. (1948). Elektronenmikroskopische Untersuchungen von Diatomeenmembranen. Arkiv Bot., 33A, 17. — S m a y d a T. (1964). Enrichment experiment using the marine centric diatom *Cyclotella nana* (clone 13—1) as an assay organism. Proceed. Symposium exper. marine ecol. Publ., 2. — S m a y d a T. (1970). Growth potential bioassay of water masses using diatom cultures: Phosphorescent Bay (Puerto Rico) and Carribbean waters. Helgolander wissensch. Meeresunters., 20. — T a k a n o H. (1964). Diatom culture in artificial sea water — II. Bull Tokai Reg. Fish. Lab., 38.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 8 IV 1975.

УДК 576.312.32/.38 : 511.1 : 581.9 : 582.683.2 (571.65)

А. Н. Беркутенко, Н. Н. Гурзенков

ХРОМОСОМНЫЕ ЧИСЛА И РАСПРОСТРАНЕНИЕ КРЕСТОЦВЕТНЫХ (*CRUCIFERAE*) НА ЮГЕ МАГАДАНСКОЙ ОБЛАСТИ. I

A. N. BERKUTENKO, N. N. GURZENKOV. CHROMOSOME NUMBERS AND DISTRIBUTION OF *CRUCIFERAE* IN THE SOUTH OF THE MAGADAN REGION. I

Приводятся 24 определения хромосомных чисел для 10 видов из сем. *Cruciferae*, произрастающих на юге Магаданской области. Для *Arabis pendula* L. и *Draba ussuriensis* Pohle числа хромосом определены впервые. Для *Alyssum obovatum* (C. A. Mey.) Turcz. установлено диплоидное число. Распространение каждого вида на рассматриваемой территории показано на картосхемах.

Представители сем. *Cruciferae* играют заметную роль в составе флоры северных областей. Таксономия таких родов, как *Draba*, *Arabis*, *Braya*, *Cardamine*, довольно сложна, поэтому многие зарубежные исследователи провели цитотаксономическое исследование некоторых родов, например, *Draba* (Heilborn, 1927; Knaben, 1966; Mulligan, 1970, 1971а, б), *Arabis* (Böcher, 1951), *Cochlearia* (Saunte, 1955; Gill, 1963) или всех представителей этого семейства на определенной территории (Manton, 1932; Mulligan, 1964, 1965, 1966; Rollins, 1966; Böcher, 1966).

Значительный материал по хромосомным числам чукотских крестоцветных наряду с данными о видах других семейств содержится в работах П. Г. Жуковой (1965а, б, 1967, 1968), Жуковой и др. (1971, 1973, 1975), однако для получения более или менее полной цитогеографической картины необходимо изучение каждого вида на протяжении всего ареала; в первую очередь это относится к видам, у которых выявлены кариологические расы. В этом отношении юг Магаданской области представляет особый интерес, поскольку на Охотско-Колымском нагорье проходит южная граница распространения многих арктических видов. Кроме того, виды, основная часть ареала которых находится южнее, произрастают здесь на северном пределе своего распространения.

В данной работе приведены результаты исследования хромосомных чисел 10 видов крестоцветных из 7 родов, встречающихся на юге Магаданской области. Точечные карты ареалов составлены А. Н. Беркутенко на основе материала, хранящегося в гербариях Института биологических проблем Севера Дальневосточного научного центра (ДВНЦ) АН СССР (г. Магадан), Педагогического института (г. Магадан), Московского университета (MW), Главного ботанического сада АН СССР (МНА), Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE). Числа хромосом изучались Н. Н. Гурзенковым на метафазных пластинках первичной меристемы корней пророщенных семян на временных давленых препаратах, приготовленных по общепринятой методике. Семена были собраны Беркутенко во время полевых исследований или взяты с гербарных образцов. Для 3 видов с целью сравнения проводился подсчет хромосом у растений из сопредельных территорий: Якутии, Аяна и нижнего Амура (Хабаровский край). Гербарные образцы видов, у которых определялись числа хромосом, хранятся в Институте биологических проблем Севера.

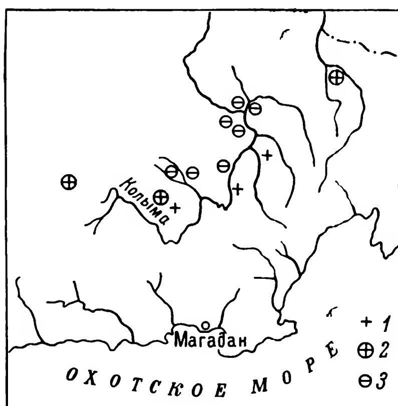
Приводим результаты наших исследований.

1. *Alyssum obovatum* (C. A. Mey.) Turcz.[1]

2n = 16 — окр. г. Сусумана, каменистый склон, 19 VIII 1971, А. П. Хохряков;

2n = 16 — Билибинский р-н, 40 км ниже пос. Омолон, левый берег Омолона, остепненный склон, 15 VIII 1975, А. Н. Беркутенко;

[1] Названия видов приведены по «Флоре СССР» и «Арктической флоре СССР».



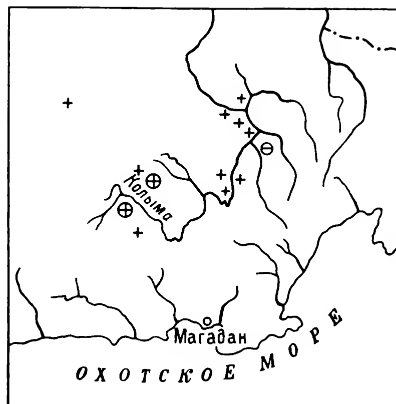


Рис. 1. Распространение *Alyssum obovatum* (C. A. Mey.) Turcz.

Рис. 2. Распространение *Arabidopsis bursifolia* (DC.) Botsch.

Здесь и на рис. 2—6: *1* — место сбора; *2* — место сбора образцов, у которых было подсчитано число хромосом; *3* — место детальных исследований автора, в котором ожидаемый вид не был обнаружен.

2n = 16 — Якутская АССР, Оймяконский р-н, пос. Юрях-Турды, степной склон, 28 VIII 1973, А. П. Хохряков.

Этот континентальный сибирский вид на юге Магаданской области найден также (29 IX 1973) А. П. Хохряковым и А. Н. Беркутенко в Среднеканском р-не на берегу р. Колымы, в 23 км ниже пос. Сеймчан, на остепненном склоне среди *Artemisia frigida* Willd., *Pulsatilla multifida* (Pritz.) Juz., *Saxifraga multiflora* Ledeb., *Galium verum* L., *Agropyron jacutorum* Nevski, *Silene repens* Patr., *Potentilla arenosa* (Turcz.) Juz. и (30 VI 1975) А. Н. Беркутенко в 20 км выше устья Балыгычана (правого притока Колымы) на известняковых скалах. В последнем местонахождении он образует чистые заросли. В местах произрастания представлен крупными популяциями. Этот вид характеризуется неравномерным распространением: так, он не найден в устье реки Коркодон, на р. Таскан, в 70 км ниже Сеймчана по Колыме, хотя, судя по характеру растительности и составу горных пород, он, по-видимому, может здесь расти (рис. 1).

Установленное нами диплоидное число является новым для этого вида. В западной Чукотке обнаружена тетраплоидная кариологическая раса (Жукова, Петровский, 1975). Морфологические различия между западночукотскими и верхнеколымскими растениями не наблюдаются. В секции *Odontarhena* (C. A. Mey.) Koch, к которой относится *A. obovatum*, встречаются как диплоиды, так и тетраплоиды (Хромосомные числа цветковых растений, 1969), но до сих пор не отмечалось наличие кариологических рас в пределах одного вида данной секции. К сожалению, отсутствуют данные о числе хромосом *A. obovatum* в бассейне Юкона и на Аляске, где этот вид, так же как и в районе верхней Колымы, является единственным представителем обширного средиземноморского рода *Alyssum*.

2. *Arabidopsis bursifolia* (DC.) Botsch.

2n = 16 — Тенькинский р-н, пос. Матрайбыт, у дороги, 17 VII 1972, А. П. Хохряков;

2n = 16 — окр. г. Сусумана, остепненный склон, 15 VIII 1972, А. П. Хохряков.

Этот континентальный криофильно-степной восточно-сибирский вид обычен на остепненных склонах по берегам Колымы и ее притоков (рис. 2) вместе с *Arnica intermedia* Turcz., *Pulsatilla multifida*, *Dracocephalum palmatum* Steph., *Agropyron jacutorum*, однако нередко встречается в поселках, где он ведет себя как сорняк, расселяясь по обочинам дорог. В окрестностях г. Якутска *A. bursifolia* является одним из наиболее активных сорных растений. Наши данные подтверждают сведения о числе хромосом, установленном для этого вида у образцов из Якутии (Юрцев, 1975).

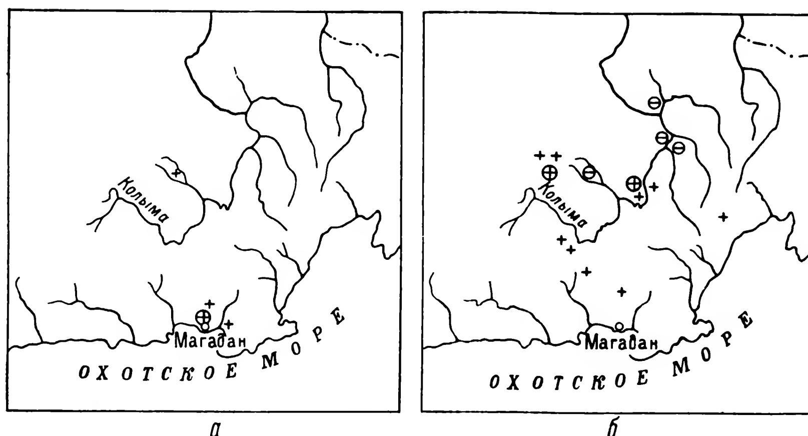


Рис. 3. Распространение *Arabis pendula* L. (*а*) и *A. turczaninovii* Ledeb. (*б*).

3. *Arabis pendula* L.

2n = 21 — г. Магадан, на пустыре, 10 VIII 1972, М. И. Максимова;

2n = 21 — Хабаровский край, Ульчский р-н, с. Мариинское, о-в Щучий, на песчаном берегу у тропы, 20 VIII 1966, С. Шевцова (этот пункт находится за пределами картосхемы).

На юге Магаданской области немногочисленные местонахождения *A. pendula* приурочены к поселениям человека (рис. 3, *а*). По наблюдениям А. П. Нечаева (устное сообщение) и одного из авторов (А. Н. Беркутенко), на нижнем Амуре это растение также является рудеральным. Во «Флоре СССР» (Буш, 1939) распространение *A. pendula* охарактеризовано следующим образом: «Европ. ч.: к вост. от Днепра, Волж.-Дон., Ниж.-Волж., Заволж.; Сибирь: вся, кроме Арктики; Ср. Азия: Прибалх., Дж.-Тарб.; Монголия, Китай». Несмотря на частую встречаемость и широкий ареал этого евразиатского вида, нам не удалось найти в литературе данных о его кариотипе. Согласно Шульцу (Schulz, 1936), *A. pendula* составляет особую секцию *Catalobus* C. A. Mey., расположенную рядом с секцией *Campylocarpus* C. A. Mey., куда наряду с диплоидной *A. turczaninovii* Ledeb. (см. ниже) входит комплекс *A. holboellii* Hornem, в котором обычен апомиксис (Böcher, 1951). В связи с установлением триплоидного числа у наших образцов возникает вопрос, не имеем ли мы дело с апомиктом? Ответ может дать изучение эмбриогенеза и хода мейоза. Несмотря на то что число хромосом у образцов, взятых из далеко отстоящих друг от друга пунктов, оказалось одинаковым, желательно изучение кариотипа *A. pendula* на более обширном материале из Сибири и восточной Европы.

4. *Arabis falcata* (Turcz.) Berkut. comb. nov. (= *Turritis falcata* Turcz. 1840 Bullet. de la Soc. des Natur. de Mosc., 1 : 63; *Arabis turczaninovii* Ledeb. 1841 Fl. Ross., 1, 1 : 121).

2n = 14 — Среднеканский р-н, 70 км ниже пос. Сеймчан, левый берег Колымы, остепненный склон, 19 VII 1975, А. Н. Беркутенко;

2n = 14 — Сусуманский р-н, прииск Фрунзе, сухой каменистый склон, 21 VII 1972, А. П. Хохряков.

До недавнего времени этот вид считался эндемичным для Верхояно-Колымской горной страны (Юрцев, 1974). Обнаруженное С. С. Харкевичем местонахождение *A. falcata* в Охотском р-не Хабаровского края (среднее течение р. Турманджи, 27 VIII 1973 — МНА) значительно расширяет ареал этого вида. [2] На территории Колымского нагорья *A. falcata*

[2] Турчанинов (Turczaninov, 1840 : 63) в первоописании этого вида следующим образом характеризует его распространение: «ad viam Ochotensem inter Czernoliesk et Allach-Jun; in Kamtczatka quoque reperitur». Однако нам не удалось отыскать в Гербарии БИНа (LE) чьих-либо сборов из Камчатки.



Рис. 4. Распространение *Cochlearia arctica* Schlecht. ssp. *oblongifolia* (DC.) Petrovsky.

растет по хорошо прогреваемым остепненным склонам в сообществе тех же растений, которые сопутствуют и другим рассмотренным выше криофильно-степным видам. Иногда встречается на карбонатных породах (рис. 3, *б*). Кариологическая ситуация в североамериканской секции *Campylocarpus* C. A. Mey., к которой относится этот вид, была рассмотрена в работе Юрцева и Жуковой (1972). Полученное нами число согласуется с кариологическими данными этих авторов.

5. *Cochlearia arctica* Schlecht. ssp. *oblongifolia* (DC.) Petrovsky.

2n = 14 — Ольский р-н, р. Окса близ ее устья, на галечнике, 19 IX 1972, А. П. Хохряков;

2n = 14 — Хабаровский край, окр. пос. Аян, галечник в устье р. Уйки, 18 VIII 1974, А. Н. Беркутенко (этот пункт находится за пределами картосхемы).

Отсутствие сведений о произрастании этого обычного приморского вида на значительной части охотского побережья (рис. 4), вероятно, объясняется недостаточной флористической изученностью данного района. *C. arctica* — вид, морфологически очень изменчивый, однако нам не удалось установить каких-либо стойких различий между популяциями, произрастающими на Сахалине, в Хабаровском крае и на юге Магаданской области. По нашим наблюдениям, экземпляры, обитающие на скалах, имеют более толстые мясистые листья по сравнению с растущими на галечниках, но этот признак вряд ли имеет таксономическое значение.

Число хромосом, определенное на нашем материале, согласуется с данными для этого вида из северной Японии (Matsuuro, Sûto, цит. по: Saunte, 1955).

6. *Draba cinerea* Adams.

2n = 48 — Ягоднинский р-н, пос. Эльген, сухой *закустаренный* луг, 5 VII 1974, А. Н. Беркутенко;

2n = 48 — Тенькинский р-н, Хеникенджа, сухой склон, 12 VIII 1974, А. П. Хохряков;

2n = 48 — Сусуманский р-н, пос. Берелёх, остепненный склон, 16 VIII 1974, А. Н. Беркутенко;

2n = 48 — Тенькинский р-н, пос. Кулу, каменистый склон, 16 VIII 1971, А. П. Хохряков;

2n = 48 — Билибинский р-н, 40 км ниже пос. Омолон, левый берег Омолона, остепненный склон, 15 VIII 1975, А. Н. Беркутенко.

D. cinerea — один из наиболее часто встречающихся на Колымском нагорье видов *Draba* (рис. 5, *а*). Растет по неполностью задернованным, хорошо прогреваемым склонам, среди *Silene repens*, *Arenaria tschuktschorum* Regel, *Stellaria jacutica* Schischk., *Potentilla arenosa*, *Aquilegia parviflora* Ledeb., встречается и на скалистых участках. 2n = 48 было установлено на чукотском материале (Жукова и др., 1973), из Гренландии (Böcher, 1966) и Финляндии (Heilborn, 1927). Подсчет числа хромосом у образцов из пяти различных популяций на юге Магаданской области показал его стабильность; но в Канаде среди растений *D. cinerea* с 2n = 48 было обнаружено несколько экземпляров с 2n = 64, не отличающихся морфологически от 48-хромосомных образцов (Mulligan, 1971a).

7. *Draba nivalis* Liljebl.

2n = 16 — Северо-Эвенский р-н, устье Калыка, щебнистая горная тундра, 2 VIII 1975, А. Н. Беркутенко.

Видимо, на протяжении всего ареала этот преимущественно арктический почти циркумполярный вид характеризуется диплоидным числом хромосом. На юге Магаданской области он обитает в горных щебнистых тундрах вместе с *Potentilla elegans* Cham. et Schlecht., *Oxytropis tschuktschorum* Jurtz., *Bupleurum triradiatum* Adams, *Gypsophila violacea* (Ledeb.) Fenzl. (рис. 5, *б*). Установленное нами число совпадает с многочисленными определениями на материале с о. Врангеля (Жукова, 1965б), из Гренландии (Jørgensen et al., 1958), Норвегии (Knaben, 1966), Швеции (Heilborn, 1927) и Канады (Mulligan, Porsild, 1969).

8. *Draba ussuriensis* Pohle (число хромосом определено впервые).

2n = 32 — Ольский р-н, мыс Нюкля, на скалах, 12 IX 1972, А. П. Хохряков;

2n = 32 — Ольский р-н, бухта Отлогая, склон южной экспозиции, 10 IX 1972, А. П. Хохряков;

2n = 32 — г. Магадан, бухта Гертнера, приморские скалы, 22 VIII 1975, А. Н. Беркутенко.

До самого последнего времени считалось, что на североохотском побережье на приморских скалах растет эндемичный вид *Draba villosula* Tolm. (Беркутенко, 1976), описанный А. И. Толмачевым (1971) из порта Нагаево г. Магадана по сборам А. П. Хохрякова (11 VII 1968). При просмотре коллекции видов *Draba* в Гербарии БИНа нами было замечено поразительное сходство экземпляров, растущих в нашем регионе на побережье Тауйской губы, и растений, обитающих на прибрежных скалах Приморья, нижнего Амура и Сахалина, относящихся к *Draba ussuriensis*. Детальное сравнение *D. villosula* с образцами *D. ussuriensis*, перечисляемыми Р. Поле (1914) в первоописании: «Приморская область, залив Де-Кастри, на твердых скалистых открытых местах около берега Татарского пролива, 10 VI 1872, Августинович; побережье Татарского пролива, Императорская гавань, Западная, или Константиновская, бухта, 19 VI 1907, М. Павленко; бухта Нахтаху, на скалах, довольно часто, 28 VI







Рис. 5. Распространение *Draba cinerea* Adams (*а*), *D. nivalis* Liljebl. (*б*), *D. ussuriensis* Pohle (*в*).

1911, Н. Десулави» (LE), показало, что мы имеем дело с одним видом, для которого приоритетным названием является *D. ussuriensis* Pohle. Диагнозы *D. villosula* и *D. ussuriensis* также чрезвычайно сходны. Очевидно, побережье Тауйской губы является северной границей распространения этого вида. Для Гижигинской губы Н. А. Буш (1919) указал *D. ussuriensis* ошибочно, так как о. Устричный, на котором собрал этот вид В. Белоусов (LE), находится в заливе Де-Кастри. В гербарии Ботанического института АН СССР хранятся сборы *D. ussuriensis* с севера Хабаровского края, позволяющие связать оторванные местонахождения вида на юге Магаданской области с южноприморскими: «Хабаровский край, Тугуро-Чумиканский р-н, о. Большой Шантар, озеро Большое, на прибрежных скалах, 29 VII 1948, А. П. Нечаев; скалистые обнажения и разреженный каменистый склон около устья р. Лантаря, 26 III 1935, В. Н. Васильев» (LE). На севере Приморья *D. ussuriensis* известна из Тернейского р-на: «окр. бухты Терней, низовья р. Беи, сухие скалы южной экспозиции, 20 IX 1935, Б. П. Колесников» (LE). Следует ожидать, что при дальнейшем изучении флоры Хабаровского края обнаружатся новые находки *D. ussuriensis*, которые позволят заполнить пробелы в ареале этого вида.

На юге Магаданской области этот вид крупки встречается в довольно больших количествах как на открытых приморских скалах с разреженной растительностью из *Ligusticum hultenii* Fern., *Coelopleurum gmelinii* (DC.) Ledeb., *Cerastium beeringianum* Cham. et Schlecht., *Senecio pseudoarnica* Less., так и на сухих склонах с сомкнутыми злаково-разнотравными сообществами из *Lychnis ajanense* Regel, *Leontopodium kurilense* Takeda, *Elymus mollis* Trin. и др. (рис. 5, *в*).

Хотя диагнозы, приводимые Поле и Толмачевым, довольно полные, хотелось бы добавить к характеристике этого вида следующее: наряду с экземплярами, имеющими только звездчатое опушение, встречаются растения, у которых отдельные розеточные листья сплошь покрыты длинными простыми волосками или опушение смешанного типа. Это отмечается как у растений из Приморья, например собранных в бухте Хойэ (1909 г.) Н. Десулави (LE), так и на северохотском материале. По нашим наблюдениям, у растений, выросших на травянистых склонах в условиях затенения, простых волосков в опушении больше, чем у тех экземпляров, которые обитают на открытых приморских скалах. Срединные жилки отмерших листьев часто сохраняются и в виде колючего чехла покрывают побеги. Судя по коллекциям БИНа, впервые *D. ussuriensis* в северохотском районе собрала Г. Д. Дулькейт: «Тауйская губа (Охотское море), о. Ольский, главный хребет, 30 VI 1928» (LE); этот экземпляр был определен как *D. turczaninovii* Pohle. Затем этот вид собрал Г. Э. Гроссет в 1954 г. (MW) в бухте Гертнера в Магадане, а в 1960 г. М. А. Локинская — на мысе Нюкля (гербарий Педагогического института в Магадане).

По мнению Буша (1919), *D. ussuriensis* произошла от *D. kurilensis* (Turcz.) F. Schmidt. У растений *D. kurilensis* с о. Сахалина Н. Н. Гурзенковым (1973) установлено диплоидное число 2n = 16.

Поле сближает *D. ussuriensis* с *D. sachalinensis* F. Schmidt. Изучение вида показывает, что *D. ussuriensis* сочетает в себе признаки как *D. kurilensis* (характер опушения и отмирания прикорневых листьев, дернистость), так и *D. sachalinensis* (форма плодов, отсутствие опушения на них). Возможно, *D. ussuriensis* произошла от этих двух видов в результате гибридизации путем амфиплоидии. Если это так, то следует ожидать, что *D. sachalinensis* тоже диплоид.

9. *Erysimum pallasii* (Pursh) Fern.

2n = 24 — окр. г. Сусумана, каменистый склон, 21 VII 1971, А. П. Хохряков;

2n = 24 — Северо-Эвенский р-н, междуречье Калыка и Кедона, щебнистая горная тундра, 10 VIII 1975, А. Н. Беркутенко.

Этот криофильно-степной сибирско-американский вид является нередким на юге Магаданской области (рис. 6). Встречается как в горных щебнистых тундрах среди разреженно растущих *Dicentra peregrina*



Рис. 6. Распространение *Erysimum pallasii* (Pursh) Fern.



Рис. 7. Распространение *Lesquerella arctica* (Wormsk.) S. Wats.

(Rudolphi) Fedde, *Crepis chrysantha* (Ledeb.) Turcz., *Minuartia arctica* (Stev.) Aschers. et Graebn., *Bupleurum triradiatum*, *Oxytropis tschuktschorum*, так и на остепненных склонах с пышно развитой растительностью из *Dracocephalum palmatum* Steph. ex Willd., *Potentilla tanacetifolia* Willd. ex Schlecht., *Eritrichium sericeum* (Lehm.) DC., *Veronica incana* L. На юге Магаданской области пока удалось обнаружить только 24-хромосомную расу, в то время как у образцов из Западной Чукотки и Аляски известно $2n = 36$ (Жукова, 1968; Жукова, Тихонова, 1971; Rollins, 1966). Для растений с плато Путорана наряду с $2n \approx 24$ (Водопьянова, Крогулевич, 1974) установлено $2n = 42$ (Крогулевич, устное сообщение). У образцов из арктической области Америки также определено $2n = 42$ (Hedberg, 1967). Для растений этого вида с гор Ричардсона и Британских гор на территории Юкона было установлено $2n \approx 24$ (Packer, 1964; Mulligan, 1966). Разные хромосомные числа внутри одного вида известны и для некоторых других представителей рода *Erysimum*. Ксерофитный европейский вид *E. pannonicum* Crantz из этой же секции *Erysimastrum* DC. имеет $2n = 24$ и $2n = 32$ (Scalinska et al., 1971). Муллиган (Mulligan, Porsild, 1969) обнаружил разные хромосомные числа у североамериканского апомиктного вида *E. inconspicuum* (S. Wats.) MacMill. Тот же автор наблюдал значительные нарушения в ходе мейоза у 28-хромосомных растений *E. pallasii* с территории центрального плато Юкона, которое не подвергалось оледенению. Для объяснения необычного ряда хромосомных чисел (24, 28, 42) у этого вида Муллиган предположил возможность существования агамоспермии.

10. *Lesquerella arctica* (Wormsk.) S. Wats.

$2n = 60$ — Ягоднинский р-н, окр. пос. Известковый, в среднем течении р. Таскан, на песчано-галечной косе, 15 VII 1974, А. Н. Беркутенко;

$2n = 60$ — Ягоднинский р-н, 10 км к северу от пос. Таскан-Рик, карбонатный аллювий на р. Таскан, 10 VII 1975, А. Н. Беркутенко.

На юге Магаданской области этот единственный в Азии представитель американского рода *Lesquerella* обнаружен в четырех пунктах. Помимо перечисленных местонахождений он был найден А. П. Хохряковым в 1974 г. в окр. озера Дарпир на границе Магаданской области с Якутской АССР и в 1975 г. — на р. Ясачной при впадении в нее р. Субканьи (рис. 7). Этот вид ведет себя как облигатный кальцефил. На гольцах и в подгольцовом поясе довольно редок, на галечниках рек, текущих с известняковых гор, обилен, образует чистые заросли прекрасно возобновляющихся растений. Наблюдения А. Н. Беркутенко показывают, что популяции этого вида хорошо переносят временное затопление во время паводков. На галечниках на аллювии растения отличаются мощностью, дают много семян; рядом с плодоносящими особями имеется много всходов. Растения обнаруживают небольшое морфологическое разнообразие:

плоды голые или с рассеянными звездчатыми волосками, иногда встречаются трехстворчатые стручочки. Вместе с *L. arctica* на галечниках с подтоком карбонатных вод растут и другие кальцефилы: *Braya siliquosa* Bunge, *Gypsophila sambukii* Schischk., *Dendranthema mongolicum* (Ling.) Tzvel., *Dracocephalum stellerianum* Hilteb., а также *Chamaenerion latifolium* (L.) Scop., *Artemisia borealis* Pall., *Crepis nana* Richards.

Установленное нами для *L. arctica* число хромосом подтверждает его стабильность у этого вида. П. Г. Жукова (1965б) определила это же число у растений с о. Врангеля, Р. Е. Крогулевич — у образцов с плато Путорана (устное сообщение); гренландские и североамериканские представители этого вида также имеют 2n = 60 — самое высокое среди известных в роде *Lesquerella* хромосомных чисел (Rollins, Snaw, 1973).

В заключение выражаем благодарность В. Н. Стародубцеву, оказавшему большую помощь в обработке материала для кариологических исследований.

ЛИТЕРАТУРА

Беркутенко А. Н. (1976). О видовом составе и распространении рода *Draba* L. на Колымском нагорье. Биологические проблемы Севера. Ботаника (тез. докл.). Петрозаводск. — Буш Н. А. (1919). Род *Draba* L. Флора Сибири и Дальнего Востока, 3. — Буш Н. А. (1939). Род *Arabis* L., Флора СССР, 8. — Водопьянова Н. С., Р. Е. Крогулевич. (1974). Гольцовая флора окрестностей озера Богатырь (плато Путорана, Заенисейский север). Бот. ж., 59, 6. — Гурзенков Н. Н. (1973). Исследование хромосомных чисел растений юга Дальнего Востока. Комаровские чтения, XX. Владивосток. — Жукова П. Г. (1965а). Кариологическая характеристика некоторых растений Чукотского полуострова. Бот. ж., 50, 7.— Жукова П. Г. (1965б). Кариологическая характеристика некоторых видов растений острова Врангеля. Бот. ж., 50, 9. — Жукова П. Г. (1967). К познанию хромосомных чисел растений Крайнего Северо-Востока СССР. Бот. ж., 52, 7. — Жукова П. Г. (1968). Числа хромосом у некоторых видов растений Северо-Востока СССР, III. Бот. ж., 53, 3. — Жукова П. Г., В. В. Петровский. (1971). Хромосомные числа некоторых цветковых растений острова Врангеля. Бот. ж., 56, 2. — Жукова П. Г., В. В. Петровский. (1975). Хромосомные числа некоторых видов растений Западной Чукотки. Бот. ж., 60, 3. — Жукова П. Г., В. В. Петровский, Т. В. Плиева. (1973). Хромосомные числа некоторых видов растений Сибири и Дальнего Востока. Бот. ж., 58, 9. — Жукова П. Г., А. Д. Тихонова. (1971). Хромосомные числа некоторых видов растений Чукотки. Бот. ж., 56, 6. — Поле Р. (1914). Новые и критические виды и формы азиатских *Draba*, I. Изв. имп. Бот. сада Петра Великого, XI, 4—6. — Толмачев А. И. (1971). Новый вид *Draba* с Охотского побережья. Бот. ж., 56, 9. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). Под ред. Ан. А. Федорова. — Юрцев Б. А. (1974). *Arabis turczaninovii* Ledeb. В кн.: Эндемичные высокогорные растения северной Азии. Новосибирск. — Юрцев Б. А. (1975). Род *Arabidopsis* Heynh. В кн.: Арктическая флора СССР, 7. — Юрцев Б. А., П. Г. Жукова. (1972). Цитотаксономическая характеристика эндемичных растений Северо-Востока Азии. Бот. ж., 57, 1. — Böcher T. W. (1951). Cytological and embryological studies in the amphiapomictic *Arabis holboellii* complex. Kongel. Danske Videnskab. Selskab., Biol. Scrift., 6, 7. — Böcher T. W. (1966). Experimental and cytological studies on plant species IX. Some arctic and montane crucifers. Kongel. Danske Videnskab. Selskab., Biol. Scrift., 14, 7. — Gill J. J. (1963). Diploids in the Genus *Cochlearia*. Watsonia, 6, 3. — Hedberg O. (1967). Chromosome numbers of vascular plants from Arctic and subarctic North America. Arkiv Bot., 2, 6. — Heilborn O. (1927). Some chromosome numbers in *Draba*. Hereditas, 9. — Jørgensen C. A., T. Sørensen, M. Westergaard. (1958). The flowering plants of Greenland. Kongel. Danske Videnskab. Selskab., Biol. Scrift., 9, 4. — Knaben G. (1966). Cytotaxonomical studies in some *Draba* species. Bot. Notiser, 19, 3. — Manton I. (1932). Introduction to the general cytology of the *Cruciferae*. Ann. Bot., 46, 183. — Mulligan G. A. (1964). Chromosome numbers of the family *Cruciferae*. I. Canad. J. Bot., 42, 11. — Mulligan G. A. (1965). Chromosome numbers of the family *Cruciferae*. II. Canad. J. Bot., 43, 6. — Mulligan G. A. (1966). Chromosome numbers of the family *Cruciferae*. III. Canad. J. Bot., 44, 3. — Mulligan G. A. (1970). Cytotaxonomical studies of *Draba glabella* and its close allies in Canada and Alaska. Canad. J. Bot., 48, 3. — Mulligan G. A. (1971a). Cytotaxonomical studies of the closely allied *Draba cana*, *D. cinerea* and *D. groenlandica* in Canada and Alaska. Canad. J. Bot., 49, 1. — Mulligan G. A. (1971б). Cytotaxonomical studies of *Draba* species of Canada and Alaska: *D. ventosa*, *D. ruaxes* and *D. paysonii*. Canad. J. Bot., 49, 8. — Mulligan G. A., A. E. Porsild. (1969). Chromosome numbers of some plants from the unglaciated central Yukon plateau, Canada. Canad. J. Bot., 47, 5. — Packer J. (1964). Chromosome numbers and taxonomic notes on western Canadian and arctic plants. Canad. J. Bot., 42, 4. — Rollins R. (1966). Chromosome numbers of *Cruciferae*. Contrib. Gray Herb., 197. — Rollins R., E. A. Snaw. (1973). The genus *Lesquerella* (*Cruciferae*) in North

America. — Saunte L. H. (1955). Cyto-genetical studies in the *Cochlearia officinalis* complex. Hereditas, 41, 3—4. — Skalinska M., A. Jankun, H. Wcisło. (1971). Studies in chromosome numbers of Polish Angiosperms. Eight contribution. Acta Biol. Cracov., Bot., 14. — Schulz O. (1936). *Cruciferae* in: A. Engler und K. Prantl. Die natürlichen Phlanzenfam., 17, 2. Aufl. — Turczaninow N. S. (1840). Decades quatuor plantarum hucusque non Descriptarum Sibiriae. Bull. Soc. Imper. Natural., 1, Moscow.

Институт
биологических проблем Севера
ДВНЦ АН СССР,
г. Магадан
и
Биолого-почвенный институт
ДВНЦ АН СССР,
г. Владивосток.

Получено 16 III 1976.

УДК 576.312.32/.38 : 511.1 : 582.675

З. Е. Шлангена

ХРОМОСОМНЫЕ ЧИСЛА НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *ADONIS* L. СССР (*RANUNCULACEAE*)

Z. E. SHLANGENA. THE CHROMOSOME NUMBERS OF SOME *ADONIS* L. SPECIES IN THE USSR (*RANUNCULACEAE*)

Род *Adonis* L. (горицвет) принадлежит к сем. *Ranunculaceae* Juss. Он распространен в Европе, Азии, Северной Африке.

В этом роде известно около 30 видов (Пошкурлат, 1973), все они травянистые растения. Во «Флоре СССР» (Бобров, 1937) указано 11 видов, относящихся к двум секциям (De Candolle, 1818): секция *Consiligo* DC., включающая многолетние виды, и секция *Adonis* DC., в которую входят однолетники. Однако исследованиями последних лет для флоры СССР установлено 10 многолетних видов (Пошкурлат, 1973) и 6 однолетних (Шлангена, 1975).

Род *Adonis* кариологически мало изучен. В литературе имеются цитологические данные по 10 видам: из них три принадлежат к секции однолетников и семь — к секции многолетников, что составляет около $^1/_3$ общего числа видов. Из 16 видов, произрастающих на территории СССР, только для восьми известны хромосомные числа и только у шести из них изучена морфология хромосом, это: *A. amurensis* (Kurita, 1955, 1957), *A. aestivalis* и *A. annua* (Kurita, 1963), *A. vernalis* (Skalinska et al., 1964), *A. chrysocyatha* (Mehra, Remanandan, 1972), *A. sibirica* (Шлангена, 1974; Карташова и др., 1974). В основном хромосомы этих видов изучены на материале из зарубежных стран.

Материал и методика

Основной материал для исследования (живые корневища и семена) был собран нами во время экспедиций на Алтае, в Новосибирской и Кемеровской областях (в 1971 г.), на Прикаспийской низменности, в Западном Казахстане и южной Украине (1972 г.), на Кавказе (1973 г.), в Киргизии, Узбекистане и Таджикистане (1974 г.). Кроме того, корневища и семена из естественных местообитаний мы получили от ряда ботаников. Вся коллекция исследованных растений за исключением среднеазиатских видов (корни которых фиксировались только в природных условиях, на месте произрастания каждого вида) культивируется на экспериментальном участке группы биосистематики Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) в Ленинграде. Большинство видов за

исключением *A. wolgensis* и *A. villosa*, были собраны в нескольких пунктах в пределах их ареалов. Это дало возможность сравнить хромосомные числа популяций каждого вида в разных точках его ареала.

Семена видов *Adonis*, относящихся к секции *Consiligo*, прорастают плохо, что обусловлено наличием у них недоразвитого зародыша, для развития которого требуется не менее 3 лет. Чтобы выявить оптимальные условия прорастания семян каждого из исследованных видов, нами был поставлен ряд опытов разной продолжительности (2—3 месяца) по стратификации при различных температурных режимах (от 0 до 20°). После этого семена были высеяны в ящики и часть их проращивалась в оранжерее, а остальные — на грядках. Семена проросли только на грядках на третий год и их всхожесть не превышала 1% от общего числа высеянных семян. Это заставило нас фиксировать корни взрослых растений всех многолетних видов в природе.

Семена видов секции *Adonis* мы проращивали в горшках и на грядках, при этом всходы появлялись уже через 1—1.5 месяца.

Определения хромосомных чисел сделаны в меристематических клетках корня по методике, описанной нами в предыдущей работе (Шлангена, 1974). Все экземпляры, исследованные цитологически, были гербаризированы и хранятся в гербарии БИНа.

Результаты и обсуждение

Хромосомные числа изученных нами видов рода *Adonis* приведены в таблице. Впервые сообщаются хромосомные числа для *A. villosa*, *A. wolgensis*, *A. tianschanica*, *A. turkestanica*, *A. leiosepala*, *A. aestivalis* ssp. *parviflora*, *A. aestivalis* ssp. *squarrosa* (Stev.) Shlangena, а *A. chrysocyatha*, *A. aestivalis* ssp. *aestivalis* и *A. annua* — впервые изучены на отечественном материале.

Как видно из таблицы, для рода *Adonis* характерно одно основное число $x = 8$.

Многолетние виды имеют диплоидный набор хромосом $2n = 16$. Наши данные для видов *A. vernalis*, *A. chrysocyatha* и *A. amurensis* полностью совпадают с результатами определений других исследователей (Langlet, 1927; Turesson, 1938; Larsen, 1954; Skalinska et al., 1964; Соколовская, 1966; Lee, 1967; Mehra, Remanandan, 1972). Что касается *A. amurensis*, то результаты нашего исследования расходятся с данными Куриты (Kurita, 1955, 1957), согласно которому этот вид в Японии — триплоид с $2n = 24$, в то время как изученные нами растения из Приморского края — диплоиды с $2n = 16$. Диплоидными являются также растения *A. amurensis* с о. Сахалина (Соколовская, 1966) и из Кореи (Lee, 1967).

Таким образом, многолетние виды рода *Adonis* довольно постоянны по числу хромосом и в основном являются диплоидами.

По литературным и нашим данным у однолетних видов наблюдается иная картина.

Интересные результаты получены нами для *A. aestivalis* ssp. *parviflora*, который описан из западного Казахстана, из окрестностей оз. Индер (Busch, 1903). В результате изучения материала из классического местонахождения этого подвида, а также из ряда других пунктов (РСФСР: окр. озер Эльтон и Баскунчак; Арм. ССР, Араратский р-н) у всех растений было обнаружено диплоидное число $2n = 16$. Тот же подвид с территории Узбекистана (из коллекции Ботанического сада АН Узб. ССР) оказался тетраплоидом ($2n = 32$).

Среди растений, собранных в Азербайджане (Кюрдамирский р-н, окрестности ст. Керар, коллектор Р. Меликов), встречаются экземпляры этого подвида с $2n = 32$ и 48, т. е. тетраплоиды и гексаплоиды. Гексаплоидные растения обнаружены также в Шемахинском районе (окр. сел. Анга-харан).

Числа $2n = 16$ и $2n = 48$ у однолетних горицветов установлены впервые.

Числа хромосом исследованных видов рода *Adonis* L.

Вид, место сбора материала	Местообитание	Число исследованных растений	2n
Секция *Consiligo* DC.			
Древнесредиземноморский ряд — *Petiolatae* Bobr.			
A. chrysocyatha Hook. f. et Thoms.			
Кирг. ССР, Фрунзенский р-н, Киргизский хребет, урочище Чон-курчак, окр. стационара Татыр	Выс. 2500 м над ур. м., субальпийский пояс, щебнистый субстрат	5	16
Кирг. ССР, Джетыогузовский р-н, хр. Терскей-Алатау, урочище Чон-Кызил-су, склон левого берега	Выс. 2500 м над ур. м., селевое русло, между камней (остальные популяции — в ельнике вдоль русла, на каменисто-щебнистой почве)	7	16
Кирг. ССР, Джетыогузовский р-н, хр. Терскей-Алатау, у ледника Кара-баткак	Выс. 3200 м над ур. м., альпийский пояс, каменисто-щебнистая почва	12	16
Узб. ССР, Алайский хр., урочище Шахимардан, близ с. Ярдан, гора Хуржум, С склон	Выс. 2200 м над ур. м., субальпийский пояс, щебнистый субстрат	5	16
Дальневосточный ряд — *Amurenses* Poschkurlat			
A. amurensis Regel et Radde			
Приморский край, Анучинский р-н, окр. с. Старая Варваровка		2	16
Там же, окр. г. Владивостока, долина р. Лячихе, левый берег		6	16
Там же, окр. г. Владивостока, хр. Богатая Грива		5	16
Сибирско-среднеазиатский ряд — *Apenninae* Bobr.			
A. sibirica Patr.			
Башкирская АССР, вдоль дороги Аскарово—М. Бритян	Березово-сосновый лес	3	16
Кемеровская обл., вдоль дороги Салаир—Гурьевск	Сосновый лес	5	16
Окр. г. Иркутска	Смешанный лес	10	16
Горно-Алтайская обл., окр. г. Чемал, вдоль р. Кубы на правом берегу	Кустарник	10	16
Там же, окр. г. Шебалино, на склоне горы у р. Сьемы, левый берег	Смешанный лес	8	16
Там же, северный подъем на Симинском перевале	Лиственничное редколесье	8	16
Там же, окр. г. Онгудая	Хвойно-лиственный лес	5	16
A. villosa Ledeb.			
Казах. ССР, окр. г. Лениногорска, Алтайский бот. сад		6	16
A. tianschanica (Adolf) Lipsch.			
Кирг. ССР, Кетменский хребет, басс. р. Кегень, левый берег р. Ирису		2	16
Узб. ССР, Алайский хребет, басс. р. Сох, верховья р. Раутсая, окр. рудника Симаб	Выс. 3000 м над ур. м., Ю-В склоны, альпийский пояс, щебнистый субстрат	5	16
A. turkestanica (Korsh.) Adolf			
Тадж. ССР, Памиро-Алай, северный подъем на перевал Анзоб	Выс. 2500 м над ур. м., субальпийский пояс, щебнистый субстрат	8	16
Тадж. ССР, Памиро-Алай, Ю склоны перевала Анзоб	Выс. 3200 м над ур. м., альпийский пояс (с пятнами тающего снега), щебнистый субстрат	8	16

Вид, место сбора материала	Местообитание	Число исследованных растений	2n
A. leiosepala Butk.			
Узб. ССР, Чаткальский хребет, верховья р. Сукоксая, З склоны	Выс. 2400 м над ур. м., субальпийский пояс, полынник	8	16
Там же, верховья р. Заркентсая, С-З склоны	Выс. 2500 м над ур. м., субальпийский пояс, полынник	5	16
Узб. ССР, Кураминский хребет, перевал Камчик, С-З склон	Выс. 2268 м над ур. м., лесной пояс	5	16
Евразиатский ряд *Vernales* Bobr.			
A. vernalis L.			
Башкир. АССР, Ю склон холма около фермы 7 отд. Месягутовского совхоза	Степь	1	16
Там же, Ю склон холма напротив пос. Первомайск	То же	1	16
Там же, окр. с. Метели	Вырубка соснового леса	1	16
Там же, Ю-З склон	Молодой сосняк	2	16
Там же, В берег оз. Ургун	Лес	2	16
Сумская обл., заповедник «Михайловская целина»		5	16
Ставропольский край, Изобильненский р-н, 105 км по шоссе от г. Ставрополя	Злаково-разнотравная степь	3	16
Курская обл., Горшехинский р-н, окр. с. Бархаловка	Ковыльно-типчаковая степь	3	16
Свердловская обл., окр. г. Красноуфимска	Степь	1	16
г. Ставрополь, Бот. сад		9	16
Новосибирская обл., окр. г. Новосибирска, с. Огурцово	Березовая роща	8	16
Там же, окр. с. Сельское	Березовая роща	10	16
Там же, окр. с. Бердск	Вдоль зарослей кустарника, на окраине вспаханного поля	7	16
Кемеровская обл., Ленинский р-н, окр. с. Красное	Целина, пастбище	5	16
Там же, окр. с. Сосновка	Березовая роща	5	16
Там же, окр. г. Белого, с. Грамотейно	Широколиственный лес	5	16
Горно-Алтайская обл., окр. г. Чемал	Сосновый лес	7	16
A. wolgensis Stev.			
УССР, окр. г. Запорожья, Канцеровская степь, С-В склон	Типчаково-разнотравная ассоциация	5	16
Секция *Adonis* DC.			
A. annua L.			
БССР, г. Минск, Бот. сад АН БССР		20	32
Кирг. ССР, г. Пржевальск, Зональная опытная станция Всесоюзн. инст. лекарственных растений (ЗОС ВИЛР)		20	32
A. aestivalis ssp. *aestivalis*			
Московская обл., Бот. сад ВИЛР	Образцы кавказского происхождения	15	32
Азерб. ССР, Шемахинский р-н, окр. с. Пиркули	Выс. 1800 м над ур. м., субальпийский пояс	15	32
Груз. ССР, г. Тбилиси, Бот. сад АН Груз. ССР		5	32
A. aestivalis L. ssp. *squarrosa* (Stev.) Shlangena			
Арм. ССР, окр. г. Еревана, с. Джрвеж	Злаково-эфемеровый фитоценоз, щебнистая почва	10	32
Арм. ССР, Араратский р-н, окр. с. Советашен	Вдоль дороги	10	32

Продолжение

Вид, места сбора материала	Местообитание	Число исследованных растений	2n
A. aestivalis L. ssp. *parviflora* (Fisch.) N. Busch			
Волгоградская обл., окр. оз. Эльтон	Голодная степь, полынник, гипсовые воронки	20	16
Астраханская обл., окр. оз. Баскунчак	Голодная степь, полынник, солончаки	20	16
Казах. ССР, Гурьевский р-н, окр. оз. Индер	То же	20	16
Арм. ССР, Араратский р-н, окр. развалин бывшего с. Ортун	Выс. 1500 м над ур. м., пастбище, Ю сухие склоны	10	16
Азерб. ССР, Шемахинский р-н, окр. с. Анга-харан	Выс. 1500 м над ур. м., виноградник (поле)	20	48
Азерб. ССР, Кюрдамирский р-н, окр. ст. Керар	Полынно-эфемеровый фитоценоз	10	32
		10	48
Узб. ССР, г. Ташкент, Бот. сад АН Узб. ССР		20	32

Таким образом, в отличие от секции *Consiligo* в группе однолетних видов секции *Adonis* преобладает число 32; большинство их, следовательно, является тетраплоидами. Этот вывод совпадает и с литературными данными (Langlet, 1927; Gregory, 1941; Kurita, 1963; Bhat et al., 1972).

Исключение составляет *A. aestivalis* ssp. *parviflora*, который существует и в диплоидном, и в гексаплоидном состояниях.

Итак, в пределах рода *Adonis* имеется естественный полиплоидный ряд с хромосомными числами 16, 24, 32, 48. Отметим, что изучение чисел хромосом у большинства видов еще далеко до завершения, особенно в секции *Adonis*.

Географическое распределение хромосомных чисел в пределах таксона может оказаться полезным для понимания его истории и эволюции. Так, наличие полиплоидии в роде дает возможность судить об относительном возрасте видов, о направлении процесса видообразования (Навашин, 1957; Тахтаджян, 1966). Секцию *Consiligo*, в состав которой входят в основном диплоидные виды, следует считать наиболее древней, а секцию *Adonis*, содержащую тетраплоиды и гексаплоиды, — более продвинутой. Детальное сравнительно-кариологическое исследование видов *Adonis*, особенно морфологии их хромосом, несомненно поможет выяснению вопросов таксономии этого рода.

В заключение я приношу глубокую благодарность ботаникам, приславшим мне материал для исследования, — А. П. Пошкурлат, В. Т. Мелешко, К. Е. Корещюк, Н. А. Яньковой, Г. Т. Шевченко, Е. В. Кучерову, П. Г. Горовому, А. А. Ивашенко, А. П. Меликяну, Р. К. Меликову, С. С. Сахобуддинову, Т. Федосовой, а также Н. Д. Агаповой и Л. И. Вахтиной за помощь в работе.

ЛИТЕРАТУРА

Бобров Е. Г. (1937). Род *Adonis* L. Флора СССР, VII. — Карташова Н. Н., Л. А. Малахова, А. А. Козлова, Н. А. Дуброва. (1974). Числа хромосом у ряда полезных растений из природных популяций флоры Приобья. Сб. «Биология и биофизика», Томск (ротапринт). — Навашин М. С. (1957). Хромосомы и видообразование. Бот. ж., 42, 11. — Пошкурлат А. П. (1973). Горицветы СССР. Автореф. докт. дисс. М. — Соколовская. А. П. (1966). Географическое распространение полиплоидных видов растений. Исследование флоры Приморского края. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 1, 3. — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. — Шлангена З. Е. (1974). Кариологическое исследование *Adonis sibirica* Patr. (сем. *Ranunculaceae*). Изв. АН Латв. ССР, 1. — Шлангена З. Е. (1975). Однолетние виды рода *Adonis* L. флоры СССР. Нов. сист. высш. раст., 12. — Bhat B. K., S. K. Bakshi, M. K. Kaul. (1972). IOPB chromosome number reports XXXVIII, Taxon, 21, 5—6. — Busch N. A. (1903). Flora

Caucasica critica, 3, 3. — De Candolle A. P. (1818). Regni vegetabilis systema naturale, 1. — Gregory W. C. (1941). Phylogenetic and cytological studies in the *Ranunculaceae* Juss. Transact. Amer. Phil. Soc., 31, 5. — Kurita M. (1955). Cytological studies in *Ranunculaceae*. IV. The karyotype analysis in *Actea* and some other genera. Japan J. Genet., 30, 3. — Kurita M. (1957). Chromosome studies in *Ranunculaceae*. VI. Karyotypes of six genera. Rep. Biol. Inst. Ehime Univ., 3, 9. — Kurita M. (1963). Chromosome studies in *Ranunculaceae*. XXI. Karyotypes of *Myosurus* and *Adonis*. Mem. Ehime Univ., Sect. II, ser. biol., 4, 4. — Langlet O. F. J. (1927). Beiträge zur Zytologie der Ranunculazeen. Svensk. Bot. Tidskr., 21, 1. — Larsen K. (1954). Chromosome numbers of some European flowering plants. Bot. Tidskr. 50, 2. — Lee Y. N. (1967). Chromosome numbers of flowering plants in Korea (1). J. Korean Cult. Res. Inst., 11. — Mehra P. N., P. Ramanandan. (1972). Cytology of some W. Himalayan *Ranunculaceae*. Cytologia, 37, 2. — Skalinska M. et al. (1964). Additions to chromosome numbers of Polish angiosperms. (Fifth contribution), Acta Soc. Bot. Polon., 33, 1. — Turesson G. (1938). Chromosome stability in Linnean species. Ann. Agric. Coll. Sweden, 5.

Институт биологии
АН Латвийской ССР,
г. Саласпилс.

Получено 28 I 1976.

УДК 58.036 : 581.12 : 582.272.462

А. Р. Гринталь

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ НА СКОРОСТЬ ДЫХАНИЯ *LAMINARIA SACCHARINA*

A. R. GRINTAL. THE EFFECT OF TEMPERATURE ON RATE OF RESPIRATION IN *LAMINARIA SACCHARINA*

Получены температурные кривые дыхания бурой водоросли *Laminaria saccharina* в разные сезоны года. Интенсивность дыхания у растений, взятых для его определения непосредственно из моря, при повышении температуры от 0 до 40° возрастала во все сезоны года (после 1-часовой экспозиции). Максимальные величины дыхания были в мае (в пересчете на сырой и сухой вес). Была изучена динамика воздействия температуры на дыхание (после 1, 2, 3 и 4 час. непрерывного действия на растения различной температуры). Оказалось, что при температурах от 0 до 20° интенсивность дыхания не изменялась на протяжении 4 час., а в интервале от 25 до 40° она изменялась в зависимости от продолжительности пребывания растений при этих температурах. Критическая температура дыхания ламинарии в исследованные сезоны года составляла около 30°.

Большинство исследований по температурной зависимости дыхания проведено на высших растениях из различных географических зон. Число работ, посвященных изучению температурной зависимости дыхания морских макрофитов, невелико. Установлено, что с повышением температуры скорость поглощения кислорода морскими водорослями увеличивается, если температура не достигает предельного для нормальной жизнедеятельности растения уровня (Kniep, 1914; Harder, 1915, 1925; Ehrke, 1930; Montfort et al., 1955, 1957; Kanwisher, 1966).

В опытах с различными зелеными, бурыми и красными водорослями в лабораторных и естественных условиях Лампе (Lampe, 1935) пришел к выводу, что дыхание (как и фотосинтез) может «настраиваться» на новые температурные условия, т. е. «функционально перестраиваться на зимние и летние температуры местообитания». Это позволило автору выделить эвритермный и стенотермный типы у морских водорослей. К первому типу он отнес фукусы, а ко второму — порфиру и ламинарию.

Исследования морских макрофитов показали, что ламинариевые водоросли имеют различную дыхательную способность в зависимости от сезона года (Black, 1950; Kanwisher, 1966; Lüning, 1971). В опытах Кэнвишера (Kanwisher, 1966) у макрофитов, собранных зимой, интенсивность дыхания, измеренная в лабораторных условиях при 20°, оказалась ниже, чем у растений, взятых для опыта летом при той же темпе-

ратуре. Автор объясняет зимнее уменьшение дыхания адаптацией водорослей — их приспособлением к выживанию в период долгой зимы при низкой температуре и низкой интенсивности света в море. В опытах Блэка (Black, 1950) у *Laminaria hyperborea* летом снижалась скорость дыхания по сравнению с зимой, несмотря на то что температура воды в августе была значительно выше, чем в зимние месяцы. Из работ Лунинга (Lüning, 1971) стало известно, что *L. hyperborea* в водах умеренной зоны также обнаруживает сезонную адаптацию скорости фотосинтеза и дыхания. При этом летом скорость дыхания ламинарии, измеренная в море, снижалась, несмотря на довольно высокие температуры воды (от 8 до 16°).

Настоящая работа является продолжением наших исследований физиологии *L. saccharina* Баренцева моря. Основной задачей было выяснение сезонной динамики интенсивности дыхания ламинарии в зависимости от температуры воды.

Методика

Эколого-физиологическое исследование дыхания *L. saccharina* проводилось в лабораторных условиях в разные сезоны года. Скорость поглощения кислорода определяли методом Винклера. Учитывали только темновое дыхание при температурах от 0 до 40° (с интервалом в 5°). Поскольку однократное и кратковременное измерение интенсивности дыхания может дать случайный и неверный результат (Семихатова, 1959), скорость поглощения кислорода определялась на протяжении 4 час. выдерживания ламинарии при всех заданных температурах. Время экспозиции при определении дыхания составляло 1 час. Результаты были статистически обработаны, определены доверительные интервалы. Ошибка определения не превышала 10—15%.

Результаты измерения интенсивности дыхания выражали в мг O_2/г сыр. веса/час, в мг O_2/г сух. веса/час и в мг O_2/дм^2/час.

При изучении динамики скорости дыхания вначале определялась его интенсивность у растений, взятых для опыта непосредственно из моря после 1-часовой экспозиции в темноте, затем у тех же растений после 2, 3 и 4 час. пребывания при разных температурах.

Температурная зависимость дыхания *Laminaria saccharina*

На рис. 1 показана зависимость дыхания *L. saccharina* от температуры в интервале 0—40° после 1-часовой экспозиции (растения были взяты

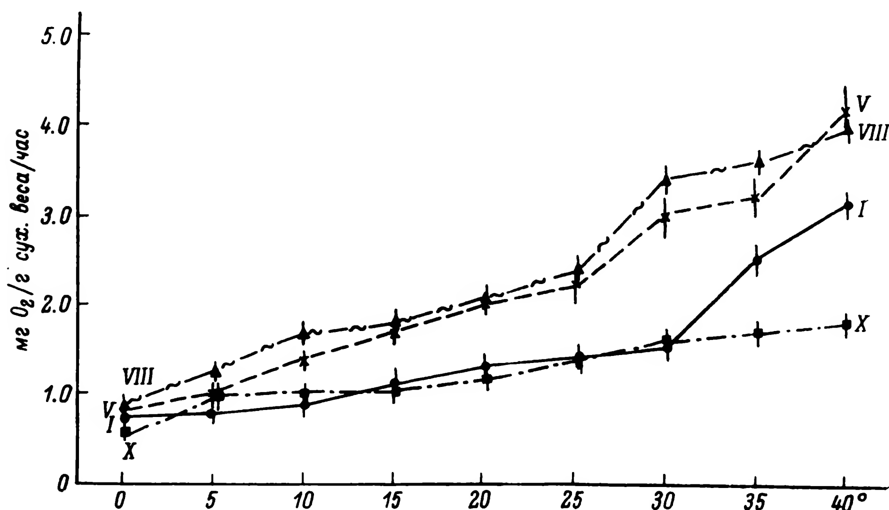


Рис. 1. Температурная зависимость интенсивности дыхания *Laminaria saccharina* в разные месяцы (*I*, *V*, *VIII*, *X*).

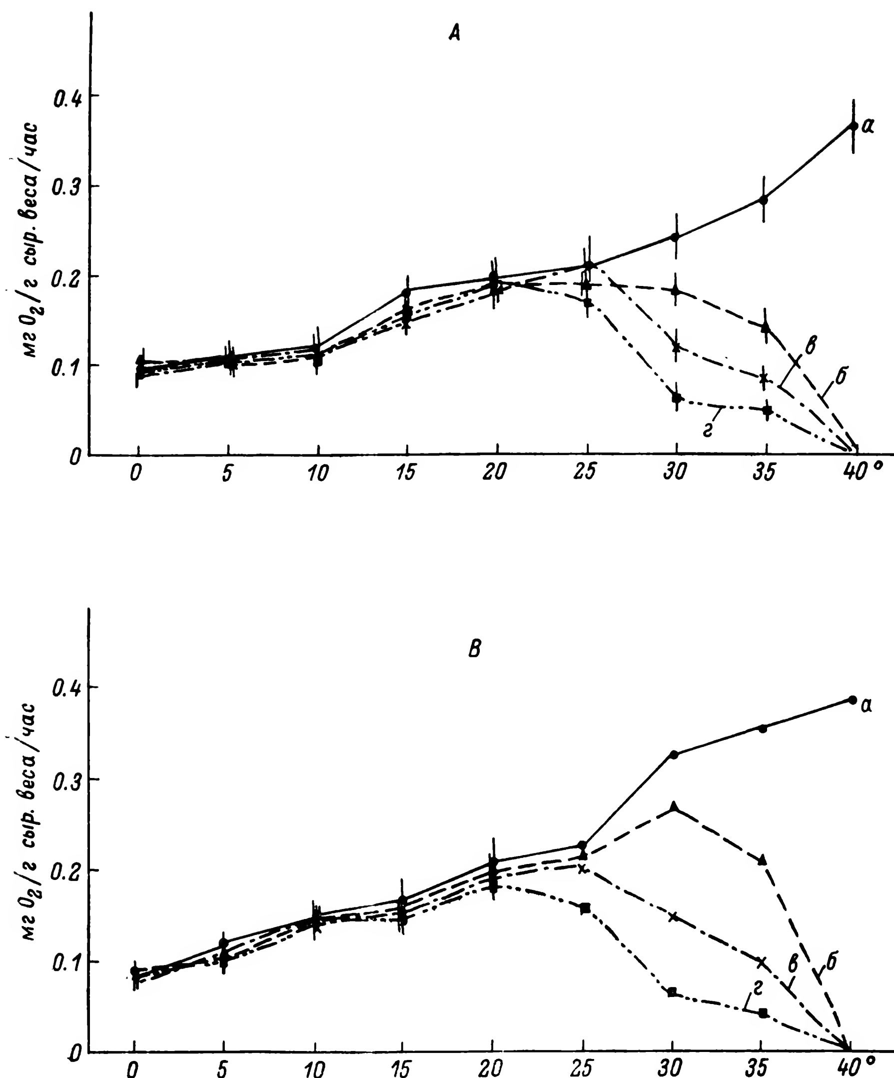
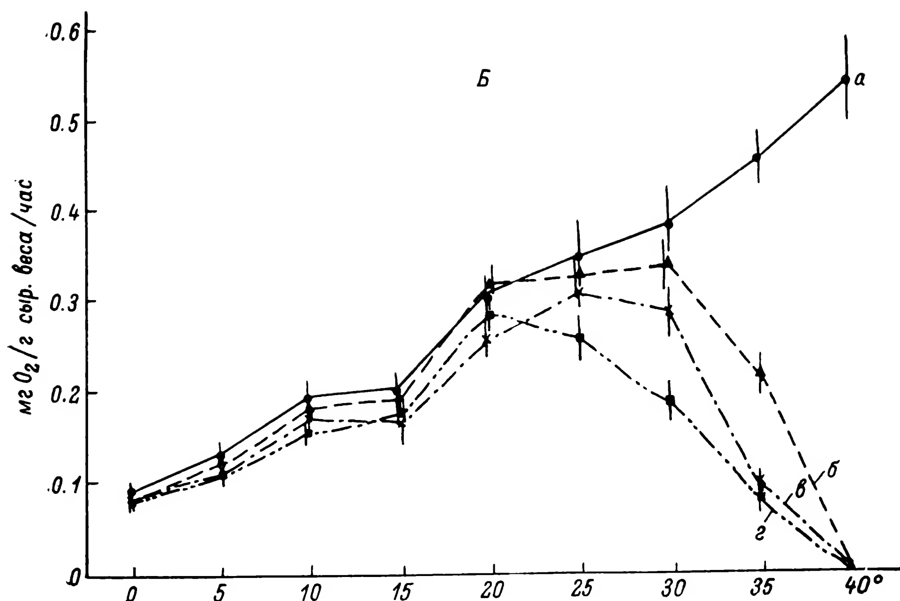


Рис. 2. Температурная зависимость интенсивности дыхания *Laminaria saccharina* при различной продолжительности опыта.

А — в январе, *Б* — в мае,

для опыта непосредственно из моря). Поглощение кислорода возрастало при повышении температуры от 0 до 40° (при всех способах пересчета). Наиболее быстрое возрастание скорости дыхания ламинарии в большинстве случаев наблюдалось при повышении температуры от 25 до 35—40°. На температурной кривой дыхания после первого часа экспозиции не было выявлено оптимума (I тип кривой, по Семихатовой, 1968). После экспозиции в течение 2, 3 и 4 час. (рис. 2) на температурной кривой дыхания появились зона или точка, соответствующая оптимуму, положение которых изменялось в зависимости от длительности воздействия температуры (II и III типы кривой, по Семихатовой, 1968). Таким образом, в зависимости от продолжительности температурного воздействия изменялся ход кривой дыхания ламинарии. Подобные температурные кривые дыхания были получены ранее для высших растений (Семихатова, Денько, 1960; Семихатова, Шухтина, 1973).

На основании полученных нами величин интенсивности дыхания при разной температуре мы вычислили величину Q_{10} (табл. 1).



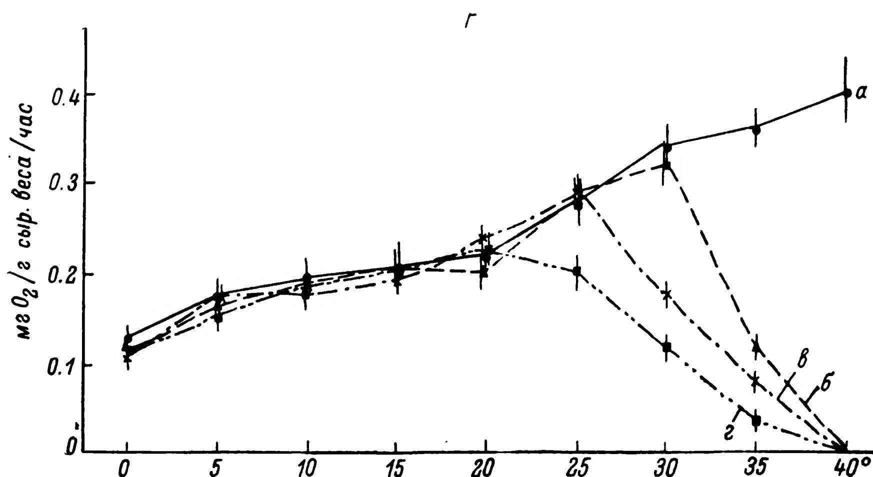


Рис. 2 (*продолжение*).

В — в августе, *Г* — в октябре; после воздействия температуры, час: *а* — 1, *б* — 2, *в* — 3, *г* — 4.

Из табл. 1 видно, что коэффициент Q_{10} колеблется от 1.2 до 2.0; как правило, он больше в интервале 0—10°. Только в январе Q_{10} оказался максимальным в интервале 10—20°. Для высших растений в этих интервалах были получены более высокие величины Q_{10} дыхания (Семихатова, 1959). У морских макрофитов этот коэффициент имеет небольшие величины. Так, например, Кэнвишер (1966) указывает для бурой водоросли *Ascophyllum nodosum* Q_{10}, равный 1.5 летом и 2.0 зимой в интервале температур 0—10°. Невл и Пэй (Newell, Pye, 1968) также обнаружили относительно малый наклон кривых в интервале 10—20° у литоральных водорослей (Q_{10} был меньше 1.2). На температурных кривых дыхания водорослей, собранных этими исследователями осенью и зимой, был небольшой наклон в интервале, близком к температуре моря во время их сбора. В разные сезоны года Q_{10} изменялся в интервалах 10—20 и 20—30°.

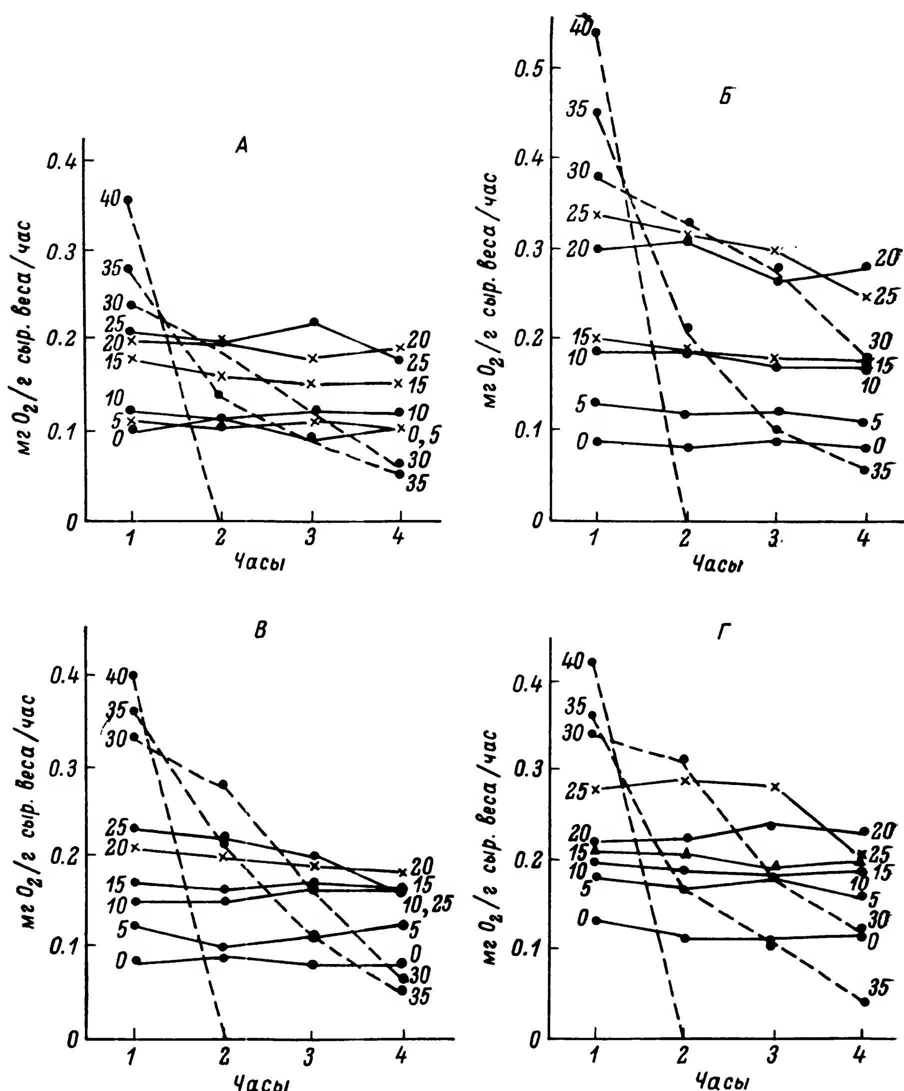


Рис. 3. Динамика поглощения кислорода *Laminaria saccharina* во время определения при разной температуре в разные месяцы.

А — в январе, *Б* — в мае, *В* — в августе, *Г* — в октябре. Цифры у кривых — температура (в °С).

Температура воды в Баренцевом море в январе была от 0 до —1.5, в мае от 2 до 4, в августе — до 10 (максимальная), в октябре — от 5 до 8° (по данным гидрометеостанции «Дальнезеленецкая» за несколько лет).

ТАБЛИЦА 1

Коэффициент Q_{10} интенсивности дыхания *Laminaria saccharina* в различные месяцы

Интервал температуры, °С	Январь	Май	Август	Октябрь
0—10	1.2	2.0	1.9	1.5
10—20	1.7	1.6	1.5	1.2
20—30	1.2	1.3	1.5	1.3
25—35	1.3	1.3	1.5	1.3

При изучении хода дыхания ламинарии в течение 4-часовой экспозиции была определена величина критической температуры. Впервые понятие о «критических температурах» ввел Кьюпер (Kuijper, 1910). Этот показатель лучше характеризует реакцию растения на температуру, чем точка оптимума. Поэтому величина критической температуры является более правильной основой для сопоставления различных растений или их органов и тканей по температурной зависимости дыхания (Семихатова, 1959, 1968). Определение этого показателя позволяет судить о потенциальной способности растения выносить без повреждения неблагоприятные температуры (Семихатова, 1961). Вслед за О. А. Семихатовой и Е. И. Денько (1960) мы называем критической такую температуру, которая вызывает снижение интенсивности дыхания более чем на 30% на протяжении 1 часа экспозиции. Величина критической температуры определена для ряда высших растений различных климатических и ботанико-географических зон (Арктика, умеренные широты, холодные пустыни Памира).

На рис. 3 представлены кривые динамики дыхания при различной температуре в разные месяцы. Из рисунка видно, что более или менее постоянный уровень дыхания сохраняется в течение 4 час. при повышении температуры от 0 до 25°, хотя при 25° наблюдается снижение дыхания после 3 час. экспозиции. Дальнейшее повышение температуры до 30, 35 и 40° вызывает снижение дыхания во времени, сначала небольшое (до 25% за 1 час после 2 час. экспозиции при 30°), а затем резкое (до 50—80% за 1 час после 3 и 4 час. экспозиции при 30 и 35°). При 40° наблюдалось резкое падение дыхания после 1-часовой экспозиции. Следовательно, температура около 30° является критической для дыхания ламинарии. Соответствующие данные представлены в табл. 2.

ТАБЛИЦА 2

Снижение скорости дыхания *Laminaria saccharina* при 30 и 35° (в процентах от исходного уровня)

Температура °C	Месяцы	После пребывания при данной температуре		
		2 час.	3 час.	4 час.
30	I	25	50	80
	V	15	30	50
	VIII	20	55	85
	X	10	50	70
35	I	50	65	85
	V	55	80	90
	VIII	35	70	85
	X	55	75	90

Интересно, что в разные месяцы величина критической температуры почти не изменялась. Температуру, при которой происходило заметное снижение интенсивности дыхания после 3-часовой экспозиции (25°), можно назвать первой критической температурой, а 30° — второй критической температурой Кьюпера (1910).

Сезонные изменения интенсивности дыхания *Laminaria saccharina*

Как показывают результаты сезонных измерений интенсивности дыхания ламинарии при разных температурах, ход кривых их температурной зависимости в разные месяцы довольно сходный (рис. 2). Однако при расчете на сырой и сухой вес и на площадь выявились некоторые различия. Так, при расчете на сухой вес температурная кривая дыхания в мае оказалась близкой к кривой в августе, а при расчете на площадь ($дм^2$)

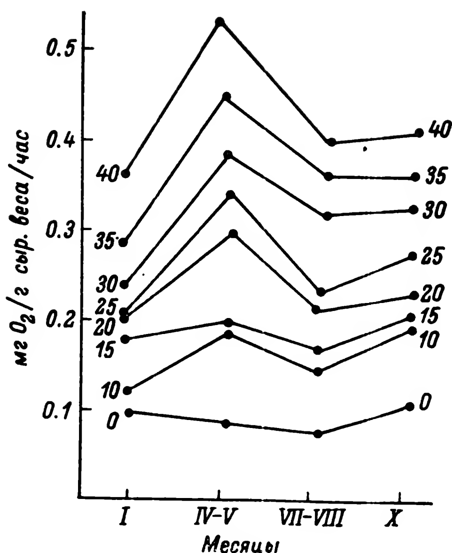


Рис. 4. Сезонные изменения интенсивности дыхания *Laminaria saccharina* при разных температурах.

Цифры у кривых — температура (в °С).

наиболее интенсивное дыхание было в октябре. Такое различие становится понятным, если учесть, что рост и утолщение пластины ламинарии в течение года происходят неравномерно (Lüning, 1971; Гринталь, 1973; Mann, Chapman, 1975). Период быстрого роста пластины *L. saccharina* совпадает со временем, когда сухой вес 1 г живой ткани является минимальным. Так, по нашим данным, сухой вес составлял 14.3% в январе, 18.1% в апреле—мае, 21.8% в августе и 23.6% в октябре (от сырого веса водоросли).

При 0° интенсивность дыхания *L. saccharina* мало изменялась в зависимости от сезона года и составляла в январе 0.10 ± 0.02 мг O_2/г сыр. веса/час (рис. 2, *А*), в мае 0.09±0.01 (рис. 2, *Б*), в августе 0.08±0.01 (рис. 2, *В*) и в октябре 0.13±0.02 мг O_2 в час (рис. 2, *Г*).

Максимальные величины интенсивности дыхания при 40° после 1-часовой экспозиции несколько различались. В расчете на 1 г сырого и сухого веса и 1 дм^2 в час они составляли соответственно: 0.36 мг O_2 (3.1 и 1.3), в мае — 0.54 (4.2 и 1.2), в августе 0.40 (4.0 и 1.4), в октябре 0.42 (1.8 и 1.9).

На рис. 4 представлены кривые скорости дыхания ламинарии при разных температурах. Высокая интенсивность дыхания с января по май наряду с активной фотосинтетической деятельностью, очевидно, обусловливает наибольшую скорость роста ламинарии.

В заключение выражаю свою глубокую благодарность Т. И. Ивановой за ценные советы при написании статьи.

ЛИТЕРАТУРА

Гринталь А. Р. (1973). Влияние температуры на интенсивность фотосинтеза *Laminaria saccharina* (L.) Lam. Бот. ж., 58, 9 : 1361—1367. — Семихатова О. А. (1959). Обзор методов и основные принципы экологического изучения дыхания наземных растений. Полевая геоботаника, 1 : 312—330. — Семихатова О. А. (1961). Изучение дыхания эфемеров и эфемероидов Южных Кызылкумов. В кн.: Пастбища Узбекистана : 150—159. — Семихатова О. А. (1968). Показатели, характеризующие дыхательный газообмен растений. Бот. ж., 53, 8 : 1069—1084. — Семихатова О. А., Е. И. Денько. (1960). О воздействии температуры на дыхание листьев растений. Тр. БИН АН СССР, сер. IV, 14 : 112—137. — Семихатова О. А., Г. Г. Шухтина. (1973). Интенсивность дыхания нескольких видов растений острова Хейса (Земля Франца-Иосифа). Бот. ж., 58, 12 : 1816—1819. — Black W. A. P. (1950). Effect of the depth of immersion on the chemical constitution of some of the sublittoral seaweeds common to Scotland. J. Soc. Chem. Industr. (London), 69 : 161—165. — Ehrke G. (1930). Die Einwirkung der Temperatur und des Lichtes auf die Atmung und Assimilation der Meeresalgen. Planta, 9 : 631—638. — Harder R. (1915). Beiträge zur Kenntnis des Gaswechsels der Meeresalgen. Jahrb. wiss. Bot., 56 : 254—298. — Harder R. (1925). Ueber die Assimilation von Kälte- und Wärmeindividuen der gleichen Pflanzenspecies. Jahrb. wiss. Bot., 64 : 169—200. — Kanwisher J. M. (1966). Photosynthesis and respiration in some seaweeds. Some Contemporary studies in marine science. London : 407—420. — Kniep H. (1914). Ueber die Assimilation und Atmung der Meeresalgen. Intern. Rev. Ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., 7 : 1—38. — Kuijper J. (1910). Ueber den Einfluss der Temperatur auf die Atmung der höheren Pflanzen. Rec. Trav. Bot. Neerland, 7 : 131—240. — Lampe H. (1935). Die Temperatureinstellung des Stoffgewinns bei Meeresalgen als plasmatische Anpassung. Protoplasma, 23 : 534—578. — Lüning K. (1971). Seasonal growth of *Laminaria hyperborea* under recorded underwater light conditions near Helgoland. In: Fourth Europ. Marine Biol. Symposium, Cambridge : 347—361. — Mann K. H., A. R. O. Chap-

m a n. (1975). Primary production of marine macrophytes. In: Photosynthesis and productivity in different environments : 207—223. — M o n t f o r t C., A. R i e d, I. R i e d. (1955). Die Wirkung kurzfristiger warmer Bäder auf Atmung und Photosynthese im Vergleich von euroythermen und kaltstenothermen Meeresalgen. Beitr. Biol. Pflanzen, 31 : 349—375. — M o n t f o r t C., A. R i e d, I. R i e d. (1957). Abstufungen der funktionellen Wärmeresistenz bei Meeresalgen in ihren Beziehungen zu Umwelt und Erbgut. Biol. Zblt., 76, 3 : 257—289. — N e w e l l R. C., V. L. P y e. (1968). Seasonal variations in the effect of temperature on the respiration of certain intertidal algae. J. Marine Biol. Assoc. U. K., 48, 2 : 341—348.

Мурманский
морской биологический институт
АН СССР,
пос. Дальние Зеленцы.

Получено 2 XII 1974.

УДК 581.15 : 581.45 : 582.738

В. А. Бурыгин, М. Н. Давлетшина

ОБ ИЗМЕНЧИВОСТИ ЛИСТЬЕВ ВЕРБЛЮЖЬЕЙ КОЛЮЧКИ *ALHAGI PSEUDALHAGI* (BIEB.) DESV. (*FABACEAE*)

V. A. BURYGIN, M. N. DAVLETSHINA. ON THE VARIABILITY OF LEAVES OF CAMEL'S THORN *ALHAGI PSEUDALHAGI* (BIEB.) DESV. (*FABACEAE*)

Как известно, у однолетних растений всех видов верблюжьей колючки листья простые, с коротким черешком (длиной 1—2 мм). Верхние листья по форме почти не отличаются от нижних, т. е. гетерофиллия у представителей рода *Alhagi* в 1-й год жизни не выражена (рис. 1).

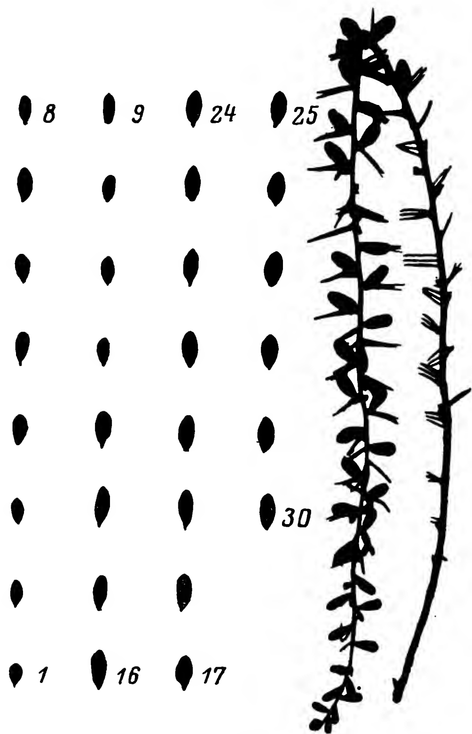


Рис. 1. Порядок чередования листьев у однолетних растений *Alhagi pseudalhagi*.

1, 8, 9, 16, 17, 24, 25, 30 — порядковые номера листьев.

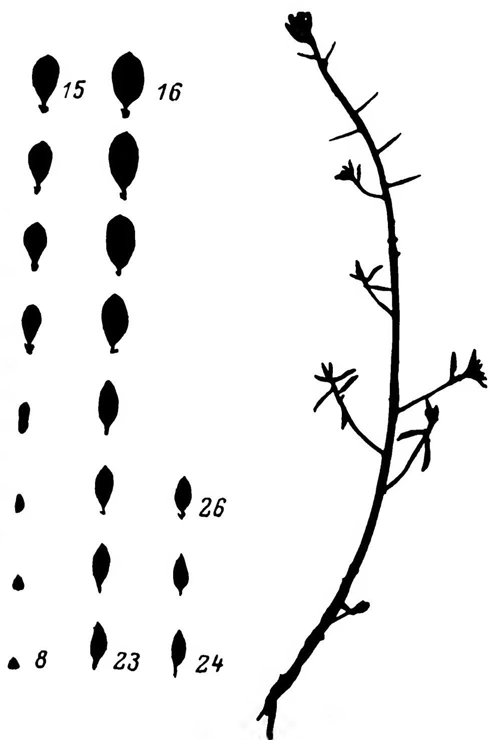


Рис. 2. Порядок расположения чешуевидных, переходных и настоящих листьев на молодом побеге двухлетнего растения *Alhagi pseudalhagi*.

8, 15, 16, 23, 24, 26 — порядковые номера листьев.



Рис. 3. Порядок расположения простых и сложных листьев на главном побеге у двухлетнего растения *Alhagi pseudalhagi*.

Начиная со 2-го года вегетации у растений в пределах годичного побега образуются листья двух типов: низовые (чешуевидные) и настоящие, ассимилирующие. У одних особей между низовыми и настоящими листьями развиваются переходные листья (рис. 2), у других они отсутствуют. Таким образом, для взрослых растений верблюжьей колючки характерна гетерофиллия.

Принято считать (Васильченко, 1937; Флора Узбекистана, 1955; Аширова, 1971, и др.), что листья у верблюжьей колючки простые. Однако наряду с простыми у нее могут развиваться и сложные листья. Такие растения были найдены нами впервые у *A. pseudalhagi* (Bieb.) Desv. в 1973—1974 гг. в естественных зарослях окрестностей пос. Дебалянд (Самаркандская обл. Узбекской ССР). Здесь на площади 27 м² росли 76 растений со сложными листьями. По-видимому, это был один клон. Впоследствии единичные растения со сложными листьями были обнаружены и в других местах Нуратинской долины.

В 1974 г. сложные листья были обнаружены у единственного экземпляра *A. pseudalhagi*, произраставшего в условиях культуры под Ташкентом.

Сложные листья верблюжьей колючки обычно состояли из двух или трех листочков с короткими черешками на одной общей оси (рис. 3).

Это явление наталкивает на мысль, что в далеком прошлом у верблюжьей колючки листья были сложными, что характерно для многих бобовых, но в процессе приспособления к новым, вероятно аридным, условиям у нее сократилась общая площадь листовой поверхности за счет образования простых листьев.

ЛИТЕРАТУРА

Аширова А. А. (1971). Растительность долины и дельты Амударьи и ее хозяйственное значение. — Васильченко И. Т. (1937). Морфология прорастания бобовых (сем. *Leguminosae*) в связи с их систематикой и филогенией. Флора и систематика высших растений, 4. — Флора Узбекистана. (1955), III.

Институт ботаники АН УзССР,
Нуратинская
полупустынная станция.

Получено 12 II 1976.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01=71 (038) [59+58

Г. Н. Горностаев, Н. Н. Забинкова, Н. Н. Каден. Латинские названия животных и растений. Учебное пособие. Изд. Московского университета, М., 1974 : 1—147, ротапринт. Тираж 2000 экз. 15 коп.

A. K. SKVORTSOV. *G. N. GORNOSTAYEV, N. N. ZABINKOVA, N. N. KADEN.* LATIN NAMES OF ANIMALS AND PLANTS. 1974

Рецензируемая книга представляет собой расширенное переиздание брошюры тех же авторов, выпущенной в том же издательстве в 1971 г. под названием «Правила произношения латинских названий животных и растений. Учебное пособие для летней практики студентов-биологов I курса МГУ». Сейчас упоминание о летней практике студентов I курса опущено. И правильно: если книжка может служить учебным пособием, то уже скорее не для студентов I курса, а для студентов V курса и аспирантов, специализирующихся по систематике. Но в неменьшей степени это пособие для уже зрелых систематиков, флористов и фаунистов. Книжка написана очень специально, на высоком уровне и, пожалуй, может быть в полной мере воспринята только лицами, знающими не одну сотню или тысячу названий таксонов и уже имеющими некоторое знакомство с латинским языком.

«Nomina si nescis, periit et cognitio rerum» (Linnaeus 1751, Philosophia botanica, § 210) — «Если не знаешь названий, теряется и познание вещей». Эти линнеевские слова удачно выбраны в качестве эпиграфа к книге. Но ведь названия таксонов — отнюдь не голые знаки, символы или коды. Названия имеют свою историю, свой языковый смысл, они вплетаются в живую ткань языка. Попытки заменить названия-слова названиями-символами делались не раз, начиная уже с конца XVIII в., но никогда не имели даже эфемерного успеха; можно уверенно сказать, что не будут иметь успеха и впредь. Поэтому названия таксонов заслуживают внимания не только в своей кодовой функции (в этой функции их употребление регламентируется номенклатурными кодексами), но и в качестве языковых феноменов. Именно в этом последнем аспекте названия таксонов и рассматриваются в рецензируемом труде, что нельзя не приветствовать.

В книге рассматриваются происхождение и образование латинских названий таксонов, их смысловое значение, грамматическая характеристика и произношение. Сравнительно небольшая часть текста посвящена повторению и пояснению тех правил и рекомендаций относительно образования и грамматических характеристик названий, которые содержатся в официальных кодексах зоологической и ботанической номенклатуры. В основном же содержание работы вполне оригинально и заполняет до сих пор пустовавшую «нишу» в ряду пособий по систематике. Ни в латинских словарях или грамматиках, ни в кодексах номенклатуры, ни в терминологических словарях мы не найдем целостного изложения того круга вопросов, которые разбираются в рецензируемой книге. Ознакомиться с ней и иметь ее под руками, несомненно, полезно всякому, кто хочет осмысленно пользоваться научными названиями животных и растений.

Вместе с тем книга не лишена недостатков и упущений, а с некоторыми рекомендациями авторов относительно произношения названий решительно нельзя согласиться.

Авторы стремятся максимально упорядочить изложение материала и в связи с этим все расклассифицировать и «разложить по полочкам». Стремление понятное и законное, но иногда оно оказывается чрезмерным и приводит к неудачным результатам. Так, авторы различают три источника происхождения латинских названий растений и животных: 1) латинские и греческие слова и их производные; 2) слова современных языков и их производные; 3) слова, заимствованные из зоологической и ботанической номенклатуры и их производные. Третий пункт вызывает недоумение: он говорит о происхождении латинской номенклатуры. . . из этой самой номенклатуры. Очевидно, что в предложенной здесь классификации основа логического деления взята неправильно.

Неудачна глава IV, трактующая о смысловом значении названий таксонов. Здесь все названия разделяются на «информативные», несущие некоторую информацию о таксонах, и «индифферентные», которые «не содержат никакой информации о таксонах». При этом оказалось, что все исконные названия растений, существовавшие в античных языках и послужившие исходной основой для всей последующей номенклатуры (такие как pinus, quercus, betula, malus, rapa, brassica и т. д.), не упоминаются ни в одной из категорий, и куда относить их неизвестно! Трудно понять далее, почему название Nepeta (производимое от города Непет в Этрурии) авторы считают информативным, а название рачка Cyclops (циклоп — благодаря наличию большого глаза) — индифферентным. Название Hammarbya, производное от названия деревни Хамарбю, где была усадьба Линнея, «информативно», а название Linnaea, данное в честь самого Линнея, «индифферентно» (все названия, произведенные от фамилий или имен людей, авторы относят к индифферентным).

Столь же неудачным и ненужным представляется различение слов «истинно сложных» и «мнимо сложных» (стр. 76). Нельзя понять, почему *Alopecurus* (лисохвост) трактуется как истинно сложное слово, а *Myosurus* (мышехвостник) — как мнимо сложное.

На стр. 78—79 авторы рекомендуют систему передачи русских слов латинскими буквами, в основном («с незначительными изменениями») повторяющую предложения М. Э. Кирпичникова (Бот. журн., 1965, 50, 1 : 82—85). Однако Кирпичников предлагал свою систему для передачи географических названий, авторы же дают ее прежде всего для фамилий, и уже от этого некоторые рекомендации становятся малоудачными. Явно не следует в фамилиях начальную букву «Ё» передавать как «Jo»; вследствие этого резко меняется начертание слова, и, например, фамилии Ежов и Ежиков, которые в русском алфавите всегда стоят рядом, в латинском должны будут к недоумению читателя «разлететься» далеко в разные стороны. Без всякой надобности неуклюжий облик получает у авторов фамилия Львов: Ljvov. Ведь город Львов пишется без всякого «j» (Lwow) и все Львовы всегда писали свою фамилию без «j» (в том числе ныне здравствующий известный биолог André Lvoff). Неудачна рекомендация передавать окончания фамилий на «-ский» чисто фонетически через «-skij». Искони это окончание передавалось в том написании, в каком оно принято для этого типа фамилий у западных славянских народов, пользующихся латинским алфавитом: либо на польский манер через «-ski» либо на чешский и словацкий через «-sky». Вот несколько примеров, как наши известные (и отнюдь не малограмотные по части латинизации!) предшественники писали свои фамилии: Redoffsky (И. Редовский), Janischewsky (Д. Е. Янишевский), Lipsky (В. И. Липский), Korshinsky (С. И. Коржинский), Paczoski (И. К. Пачоский), Jaczewski (А. А. Ячевский), Bordzilowski (Е. И. Бордзиловский), Nevski (С. А. Невский). Что мы выиграем, отбросив хорошую традицию и перейдя к написанию «-skij»? Докажем, что фамилия Пачоский — совсем не та же самая, что Paczoski? Или заявим, что мы «образованнее» Ячевского или Липского?

В проблеме передачи русских фамилий латинскими буквами имеются еще два весьма важных момента, на которые было необходимо указать читателю, и жаль, что авторы рецензируемой книги этого не сделали. Первое обстоятельство: как бы ни была транслитерирована русская фамилия латинскими буквами — вполне или не вполне удачно — необходимо, чтобы опубликованная однажды транслитерация фамилий в дальнейшем не менялась; при этом все равно, будет ли она употребляться в латинском тексте или в тексте на любом другом языке, использующем латинский алфавит. Второе: транслитерацию фамилии должен прежде всего дать сам ее владелец; ему можно рекомендовать, но нельзя навязывать употребление тех или иных букв; окончательное утверждение правильности транслитерации дает не соответствие ее тем или иным правилам, а ее принятие владельцем фамилии. С сожалением приходится отметить, что иногда редакции специальных научных журналов поступают иначе и позволяют себе публиковать фамилии авторов статей не в той транслитерации, которую дал сам автор в своей рукописи, а в переиначенном по прихоти редактора виде.

Как отмечают авторы, среди биологов разных стран «утвердились два основных варианта произношения латинских названий»; один из них «отвечает нормам латинского произношения периода поздней античности и средневековья», а другой «максимально приближен к античному образцу». Это верно, но скорее в теории, чем на практике. На практике почти в каждой стране произносят латинские названия на свой лад. Например, название *Cistus* француз произнесет «систюс», итальянец или поляк — «чистус», венгр — «циштуш», а русский — «цыстус». Особенно своеобразно произношение у англичан и американцев. Из моих собственных встреч с англоязычными коллегами мне особенно запомнились три случая, когда я долго не мог сообразить, о чем идет речь. Один раз коллега у меня допытывался: «хэв ю тэксе?» — что я понимал как «have you taxes?» («есть ли у Вас налоги?»); но, оказывается, его интересовали не налоги, а тис (*Taxus*). Другой раз затруднение вызвало слово «женшьена». Собеседник не знал русского языка, поэтому вряд ли речь могла идти о «женщине»; действительно, оказалось, что предметом его интереса была вовсе не женщина, а *Gentiana*. И наконец, третий случай — «фанджяй»: это всего-навсего *Fungi*.

Очевидно, что произношение нуждается в какой-то кодификации. Вероятно, справедливо предположение авторов, что скорее всего будет узаконено произношение «по античному образцу». Оно пользуется симпатией особенно у англичан и скандинавов. Можно думать, что англичане как раз потому и стали энергичными поборниками приближения к «античному образцу», что их собственное — англизированное — произношение латинских слов особенно непонятно для всех, кроме самих англичан. Однако как бы ни стремиться к кодификации и унификации, надо отдавать себе отчет в том, что фонетические системы даже только европейских языков столь разнообразны, что идеальная унификация произношения, конечно, никогда достигнута быть не может. Так, в античном латинском языке существовало различие между долгими и краткими гласными; это различие легко воспринять немцам или чехам, в языках которых оно также существует, но для русского это огромная трудность, ибо в русском языке различий в долготе гласных нет. Наоборот, русское сильное экспираторное ударение было чуждо классической латыни. Система ударений латинского языка была, по-видимому, ближе к современному сербохорватскому языку, а научиться сербскому ударению для русского опять-таки чрезвычайно трудно. Сочетания «ph», «th», «rh» или букву «y» мы не произносим так, как древние, и вряд ли сможем произнести; наше же произношение (рекомендуемое и авторами книги) наподобие русских «ф», «т», «р», «и» — это заведомо грубое упрощение, обусловливаемое фонетической системой русского языка (тогда как, например, армянам нет никакой нужды сводить «th», к «т» или «ph» к «ф», ибо в армянском языке есть для «th» и «ph» отдельные звуки и буквы).

Подобные примеры (а их можно умножить еще и еще) убедительно показывают, что излишний педантизм в насаждении «правильного» произношения неоправдан. Произношение латинских названий всегда будет компромиссом между тремя слагаемыми: классическим идеалом, фонетическими особенностями языка, который для говорящего является родным, и традицией. Мне кажется, что авторы рецензируемой книги слишком переоценивают возможности осуществления классического идеала и недооценивают два других фактора.

В книге затронут и спорный вопрос о произношении латинских названий, произведенных от современных (не античных) собственных имен. На этом спорном вопросе здесь следует остановиться несколько подробнее. Как известно, в произношении таких названий существуют две противоположные тенденции: либо произносить сколь возможно близко к тому языку, из которого название заимствовано, либо, наоборот, сколь возможно латинизировать название и произносить его так, как если бы оно было латинским. Тенденция латинизации восходит к линнеевским и даже долиннеевским временам. Звукозаписей от тех времен, естественно, не сохранилось, однако установить, как тогда произносились содержавшиеся в ученых трактатах собственные имена, нетрудно, если вспомнить, что часто само написание имен латинизировалось. Так, англичане Catesby и Ray становились Catesbaeus и Raius, голландцы Cluyt и Dodoens — Clutius и Dodonaeus, итальянцы Cesalpini и Colonna — Caesalpinus и Columna, французы Ruel и de l'Ecluse — Ruellius и Clusius, и т. д. Понятно, что «Catesbaeus» вместо «Catesby» писали не ради бессмысленного переиначивания, а для того чтобы и произносить это имя по-латыни — «Катесбеус» вместо английского «Кэйтсби» (вспомним «быстрых разумом Невтонов» у Ломоносова!). С 20—30-х годов XIX века, когда начало быстро возрастать число научных публикаций на живых европейских языках, значение латыни стало столь же быстро падать; многие авторы перестают употреблять латынь даже для диагнозов новых видов. В то же время расширяется знание живых иностранных языков; если ученый XIX века не понимал двух-трех иностранных языков, его считали малообразованным. Вместо прежней латыни привилегированное положение заняли четыре живых европейских языка (немецкий, французский, английский и итальянский), признанные «конгрессными» («Kongresssprachen»). Понятно, что в такой ситуации и латинизация имен резко пошла на убыль, знание же правил произношения французских, немецких или английских слов считалось для образованного человека обязательным. Но так дело могло идти только до тех пор, пока научная литература ограничивалась в основном этими «конгрессными» языками. Когда же в XX веке научные труды стали широко публиковаться и еще на многих других языках, предпочтение нескольких избранных всем прочим стало восприниматься как нежелательная дискриминация. В самом деле, почему знание немецкого или французского языков и свойственного этим языкам произношения обязательно, а, скажем, японского, венгерского или норвежского — необязательно? В результате ботаники естественным образом снова обратились к нейтральной интернациональной латыни. Возрождение значения латыни особенно рельефно отражает статья 36 кодекса ботанической номенклатуры, признающая действительными описания новых таксонов, сделанные на любых языках до 31 декабря 1934 г., но только на латыни — с 1 января 1935 г.

Своевременность и демократичный характер возрождения латинизации очевидны. Но вместе с тем, конечно, очевидно, что и привычки и представления XIX века еще не сразу отойдут в прошлое.

Странным образом, излагая вопрос о произношении латинских названий, произведенных от собственных имен, авторы рецензируемой книги не сочли нужным упомянуть о существовании двух разных тенденций. В категорической, безапелляционной форме они заявляют (стр. 24), что правилам латинского произношения «не подчиняются многие названия, происходящие из современных языков». Почему же они «не подчиня-

ются», что за причины такого своеволия?— Оснований не приводится никаких. Единственно, что еще может узнать читатель, это то, что «в соответствии с рекомендациями ряда авторов (Stearn, 1966, и др.) следует произносить корневую часть иноязычных названий по правилам исходного языка, а окончание — по правилам латыни». И на стр. 102—104 книги в качестве Приложения дан список названий, «произношение которых не подчиняется правилам латинского языка».

Что эти рекомендации не подкреплены никакой аргументацией, конечно, не случайно, ибо аргументировать их нечем. Наоборот, нетрудно обнаружить, что подобные рекомендации: 1) противоречат целям и задачам международной латинской номенклатуры; 2) противоречат духу и букве международных кодексов ботанической и зоологической номенклатуры; 3) нелогичны, непоследовательны и поэтому фактически неосуществимы.

Назначение и смысл межународной латинской номенклатуры — обеспечить точность, легкость и простоту взаимопонимания людей, говорящих на разных языках, дать им общий язык науки, независимый от какого либо национального языка и не требующий знания других национальных языков. Рекомендации же наших авторов необходимо предполагают: 1) знание источника происхождения каждого (!) названия; 2) знание правил произношения всех (!) языков, т. е. по существу направлены не на облегчение общения между специалистами, говорящими на разных языках, а наоборот, на осложнение такого общения.

Один из основных принципов Международного кодекса ботанической номенклатуры (принцип V) гласит: «Научные названия таксономических групп рассматриваются как латинские независимо от происхождения». Аналогичное требование к названиям предъявляет статья 11[Б] Международного кодекса зоологической номенклатуры: «Название должно быть или латинским, или латинизованным, или, если это произвольная комбинация букв, составлено так, чтобы с ним можно было поступать, как с латинским словом». А рекомендация зоологического кодекса относительно образования названий (Приложение Д, ст. 1.1) гласит: «Новое название родовой или видовой группы должно быть кратким и в латинском произношении благозвучным». Кажется, точка зрения обоих кодексов выражена достаточно ясно. Если же, следуя рекомендации наших авторов, произносить по-латыни только конец названия, а основную часть произносить по-французски, по-русски, по-голландски, по-венгерски и т. д., то можно ли такое слово «рассматривать как латинское», с ним «поступать как с латинским» и будет ли такое произношение «благозвучным латинским»? — Об этом авторы умалчивают.

В согласии с принципом латинизации, статья 73 ботанического кодекса и статья 27 зоологического кодекса запрещают употребление в названиях диакритических знаков. В силу этого вместо португальского и французского ç, сербо-хорватских ć, č, đ, румынских ă, â, ş, ţ, испанского ñ, чешских č, š, ž, польского ż и т. д. в латинских названиях надо писать просто a, c, d, n, o, s, t, z. А если нет диакритического знака, то, скажем, название *Pancicia* Vis., даже если знать его сербское происхождение,[1] нельзя прочесть как «панчичиа»; чтобы прочесть «панчичиа» по-сербски, надо употребить диакритические знаки и написать «Pančićia». Следовательно, запрет употребления диакритического знака одновременно есть запрет прочтения «панчичиа». То же самое в отношении *Salvia jurisicii* Košanin: видовое название дано в честь Юришича (Z. J. Jurišić), но без диакритических знаков даже по-сербски прочесть его «юришичии» нельзя. Видовое название *Euphorbia gusuleacii* Prodan et Soran нельзя прочесть «гушулякии», несмотря на то что оно дано в честь Гушуляка (M. Guşuleac), и т. д. Здесь правила номенклатуры попросту исключают даже возможность следования рекомендациям авторов рецензируемой книги.

---

[1] Название дано в честь белградского профессора Иосифа Панчича (Панчић).

От одного коллеги — сторонника точки зрения авторов данного пособия — мне довелось услышать замечание, будто запрет использования диакритических знаков обусловлен трудностями их набора в типографии. Однако кодексы номенклатуры отнюдь не ссылаются на типографские причины. Они требуют рассматривать названия таксонов «как латинские независимо от происхождения», а в латинском языке диакритических знаков не было. Несостоятельность ссылки на типографские трудности также сразу становится очевидной, стоит лишь обратить внимание на то, что употребление знаков запрещается кодексами номенклатуры только для самих названий растений или животных, но не для следующих за названием фамилий авторов и названий сочинений, т. е. писать с диакритическими знаками эпитет «jurisicii», нельзя, а фамилию автора этого эпитета Košanin можно и должно.

Еще одно предписание статьи 73 ботанического кодекса гласит: «Если изменения в правописании, сделанные прежними авторами при использовании ими в номенклатуре личных имен, а также географических и народных названий, представляют собой намеренную латинизацию, то они должны быть сохранены». Чтобы сохранить за латынью характер интернационального языка науки и избежать излишней контаминации элементами различных национальных языков, авторы долиннеевской и линнеевской эпох нередко латинизировали собственные имена. Многие названия растений и произведены от таких латинизированных имен. Например, название *Valantia* L. дано в честь Вайяна (S. Vaillant), *Clusia* L. — в честь Эклюза (Ch. de l'Ecluse), *Plumeria* L. — в честь Плюмье (Ch. Plumier), *Gleditsia* — в честь Гледича (J. G. Gleditsch). Если следовать рекомендации Горностаева, Забинковой и Кадена, то как нужно произносить название *Gleditsia*? «Гледичиа»? «Гледитсиа»? Признаюсь, я сообразить не могу. Но несомненно, что Линней не произносил «гледичиа» или «вайянциа»: иначе зачем же ему было принимать измененные начертания слов? Вполне очевидно, что Линней откинул не свойственные латинскому языку буквосочетания «tsch», «aill», «mier» и т. п. для того, чтобы слова даже и нельзя было произнести по-немецки или по-французски и чтобы они даже по форме, по начертанию не диссонировали с латынью. Почему Линней не изменил написания в других случаях, например, при образовании от фамилии Magnol названия *Magnolia*? С тем, чтобы в противоположность названию *Valantia* обеспечить здесь сохранение французского прононса «маньолиа»? — Конечно, нет: просто в слове Magnol нет не приемлемых для латыни буквосочетаний и изменять написание не было нужды. Произносил же Линней, конечно, не «маньолиа», а «магнолиа». Но если сам Линней произносил «гледитсиа» и «магнолиа», то, спрашивается, почему же нам эти названия нужно произносить иначе?

Ни в одном языке произношение не варьирует бесконечно и беспорядочно. Всегда имеется некоторый ограниченный набор парадигм, связанных известной внутренней логикой; освоив этот опорный каркас, можно научиться правильно произносить новые, еще не знакомые слова даже в таком языке, как английский. Система парадигм современной научной латыни весьма проста, что, конечно, очень хорошо. Но рекомендации наших авторов нарушают эту систему, лишают ее внутренней логики, вносят элемент беспорядочности. В самом деле, какая уж тут упорядоченность, если, например, три сходных по написанию названия *Chamissonia*, *Chamomilla* и *Championia* нужно произносить совершенно различно: «шамиссониа», «хамомилла» и «чэмпиониа»?

Но даже если бы мы отбросили все веские доводы против рекомендаций наших авторов и присоединились бы к этим рекомендациям, то все равно последовательно провести их в жизнь не удалось бы.

Прежде всего наше произношение начальной части названия, произведенного, скажем, от французского имени, никогда не было бы действительно французским: оно неизбежно будет, по меткому выражению классика, смесью французского с нижегородским. Разве мы, например, фамилии Гюго (Hugo), Жюсье (Jussieu), Адансон (Adanson) произносим действи-

тельно по-французски? Разве по-французски произносим мы названия городов Париж (Paris), Марсель (Marseille), Верден (Verdun)? Разве по-английски произносим мы имя Чарльз Дарвин?

Но пойдем еще дальше навстречу нашим авторам, примем «французское-нижегородское» произношение за истинно французское и попробуем конкретно приложить рекомендации авторов, например, к названию злака *Deschampsia*. Оно произведено от французской фамилии Deschamps, которую «по-французско-нижегородски» следует произносить «Дешан». Как произнести латинское название злака? Очевидно, Deschamps + ia = «дешаниа». Однако на стр. 102 рецензируемой книги рекомендуется совсем иное: «дешампсия». Следовательно, авторы рекомендуют произносить «по-французски» только начало французского имени (Descha-), а конец его (-mps) — уже произносить по-латыни. Возможен еще и третий вариант: «дешансиа». Что же правильно?

Как произносить название *Knoxia*: «кноксиа» или «ноксиа»? *Leycesteria*: «лейцестериа» или «лестериа»? *Turnera*: «тэрнэра», «тарнера», «турнера»? *Lindleya*: «линдлиа» или «линдлейа»? *Husnotia*: «юнойя», «юноциа», «хюноциа», «юсноциа», хюсноциа»? Как произнести *Stapfia*: «стэпфиа» или «штапфиа», если O. Stapf был немцем, но жил и работал в Англии? Как произнести *Bauhinia*: «баухиниа», «бохиниа» или «боэниа», если C. Bauhin был швейцарец французского происхождения, живший в немецкой среде, и даже его биографы не могут прийти к согласию, считать ли его французом или немцем. Как произнести *Gaultheria* (название было дано в честь врача H. Gautier в Квебеке)? Можно ли основу «Gaulter» произнести как «Готье»? Или надо «Гольтер»? А само название будет произноситься «готьейа», «готьериа», «гольтериа», «гаультериа»?

Вопросы можно умножать без конца, но и так ясно, что определенного, однозначного указания на правильное произношение рекомендации Горностаева, Забинковой и Кадена дать не могут. Они в сущности сводятся к тому, что произношение каждого названия, произведенного от собственного имени, надо запоминать отдельно. А так как рядовой читатель ботанической и зоологической литературы не может быть настолько эрудирован в историко-этимологических источниках номенклатуры, чтобы знать, откуда произошло каждое название, образовано оно от чьего-то собственного имени или нет, то необходимо всегда и везде для любого латинского названия указывать еще его произношение. А это уже в корне противоречит самому смыслу латинизации номенклатуры.

Между тем если внять голосу международных кодексов, считать все названия латинскими и соответственно их произносить, то все затруднения снимаются. Конечно, нужно ввести какую-то кодификацию в произношение чуждых классической латыни, внесенных из новых языков буквосочетаний вроде «cs», «cz», «sh», sz», «tsch». Но это очень частный, легко разрешимый вопрос. Главное затруднение, конечно, чисто психологического порядка: привыкнув произносить «шамиссониа», трудновато перейти на «хамиссониа». Тут достаточно поводов и для разных колких острот. Но это не страшно: ведь мы уже отмечали, что произношение латинских названий всегда было и будет компромиссным. Кто привык произносить «шамиссониа», пусть себе на здоровье так и произносит. Следующее поколение перейдет к более правильному, последовательно латинизированному «хамиссониа».

Предложение писать все видовые эпитеты со строчной буквы тоже сперва вызывало множество протестов и остроумных колкостей, а теперь уже почти общепринято, и поворот вспять невозможен.

Разумеется, образование и произношение р у с с к и х названий, не регламентируемых, как известно, Международным кодексом, может идти своим независимым путем. В частности, в качестве искусственно образованных русских названий вполне могут фигурировать и «вайянция», и «готьерия», и «шамиссония», и «боэния», и «маньолия», и «трэйдскэнция» (Tradescantia), хотя такой диссонанс с латынью, пожалуй, и не желателен.

Недостатки неизбежны во всяком новом начинании. А рецензируемая книга — это именно вполне новое и оригинальное начинание. Поэтому сделанные в настоящей рецензии замечания отнюдь не имеют целью умалить ценность предпринятого авторами труда. Наоборот, хотелось бы надеяться, что эти замечания помогут авторам в подготовке нового, исправленного и расширенного издания книги. Такое издание, безусловно, крайне желательно. Хочется также пожелать, чтобы авторы в новом издании вышли за рамки номенклатуры флоры и фауны «средней полосы». Если для первоначального варианта книги как «учебного пособия для летней практики» такие рамки были оправданы, то для солидного руководства, рассчитанного на специалистов, каким должна стать книга, рамки эти слишком узки.

А. К. Скворцов.

Главный ботанический сад
АН СССР,
Москва.

Получено 6 IV 1976.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.543 (571.1/5)

Календари природы Сибири. Отв. ред. Г. Э. Шульц. Изд. Геогр. общ. СССР, Л., 1975 : 1—154, 500 экз. Ц. 1 р. 20 к.

V. V. SENTEMOV. (A REVIEW). KALENDARS OF SIBERIAN NATURE. 1975

Фенологический сектор Географического общества СССР с 1965 г. осуществляет издание справочных материалов по сезонному развитию природы СССР. Очередным выпуском является рецензируемый сборник. В нем представлено 45 календарей природы, составленных по материалам гидрометеорологических станций, различных научных организаций и корреспондентов-фенологов Феносети ГО СССР, всего 41 пункт. В «Календарях природы» около 40—50% сезонных явлений составляют фенофазы местных ландшафтообразующих видов деревьев и кустарников, около 25% — травянистых растений, остальные явления — метеорологические, гидрологические и зоофенологические. Большинство включенных в календари природы сезонных явлений в скрытой форме несут информацию о сроках наступления большой серии других сезонных явлений, происходящих в близкие с ними сроки. Это обусловливает их значение как фенологических индикаторов наступления разных сезонов года, развития дикорастущих и сельскохозяйственных растений, проведения различного рода работ в сельском, лесном и охотничьем хозяйстве Сибири.

В «Календарях» для большинства пунктов приводятся фенодаты за отдельные годы и средние многолетние сроки наступления сезонных явлений. Не все ряды наблюдений являются полными. В основных таблицах использованы ряды с наблюдениями не менее чем за 10 лет, но есть и более длинные ряды (Красноярск — 65 лет, Томск — 50 лет). Точность всех календарей достаточна для установления основных фенологогеографических закономерностей и характера погодичной изменчивости фенодат.

В сборник включены статья Т. Н. Буториной «Естественные сезоны года в Сибири», картосхема расположения пунктов наблюдений и список литературы по фенологии Сибири, содержащий 38 наименований.

В статье Т. Н. Буториной дается подробная характеристика естественных сезонов и субсезонов года в Сибири, приводятся их термические и фенологические границы, продвижение по территории Сибири и их продолжительность; указаны важнейшие фенологические индикаторы наступления и окончания сезонов и субсезонов, а также наступления различных явлений в дикорастущей и культурной флоре Сибири, индикаторы проведения различных работ в сельском и лесном хозяйстве.

К сожалению, большая часть пунктов наблюдений, для которых

приведены календари развития природы, расположена в южной половине лесной зоны Сибири. Но это не вина авторов и составителей сборника, так как нет наблюдений по сезонному развитию природы в северной части лесной зоны Сибири. Перед областными Фенологическими комиссиями Сибири стоит огромная задача по развертыванию сети наблюдений в этих районах.

В заключение хочется отметить, что первое издание «Календарей природы Сибири» является своевременным и поможет освоению богатств Сибири.

В. В. Сентемов.

Ижевский сельскохозяйственный институт.

Получено 1 VI 1976.

УДК 019.941 (045)

H. Menzel-Tettenborn. Das Reich der Pflanzen. Gütersloh. Bertelsman Lexikon Verlag, 1974 : 1—400. (**Х. Менцель-Теттенборн.** Царство растений)

V. N. PAVLOV. (A REVIEW)

Издательство энциклопедий «Бертельсман» (ФРГ) выпустило книгу под ставшим уже традиционным для немецких изданий названием «Царство растений». Книга представляет собой часть многотомной серии под общим названием «Лексикотека», которая вместе с 10-томным энциклопедическим словарем на 120 тыс. слов должна, по замыслу, развернуть перед читателем весь круг современных знаний — как теоретических, так и прикладных. Вся серия охватывает естественные и гуманитарные науки, технику, искусство и литературу; биологическим наукам и их практическому приложению отведены три тома: «Человек и здоровье», «Царство животных» и «Царство растений». Последний и является предметом нашего рассмотрения.

Прежде всего обращает на себя внимание четко выраженная в аннотации и в «Указаниях для читателя» направленность, «адресность» издания: оно задумано и выполнено как популярное, в расчете на профессионально неподготовленного читателя, только интересующегося ботаникой (в широком смысле). С целью облегчения восприятия разнообразных сведений, наполняющих книгу, очень тщательно продумана ее композиция: от точных «Указаний для читателя», которые знакомят с принципами изложения материала, рубрикацией, до подробнейшего «Основного указателя». Вместе с тем следует отметить и серьезность подхода к научному содержанию и редакции книги — она написана квалифицированным авторским коллективом (Х. Менцель-Теттенборн написала 12 глав, кроме нее в работе приняли участие еще шесть авторов; среди них научный редактор профессор Г. Нейбауэр).

Книга призвана охарактеризовать весь комплекс наук, изучающих разнообразные проявления растительной жизни, а также показать важнейшие стороны использования растений для нужд человека. Основной принцип изложения — показ общих закономерностей на конкретных примерах. Всего в книге 21 глава; при этом принято деление их на два типа: «Обзоры» («Überblick»), которые характеризуют основные отрасли ботаники (ботаническую географию, цитологию, анатомию растений, физиологию, экологию, палеоботанику и систематику), и «Разрезы» («Querschnitt»), повествующие о взаимосвязях между отдельными направлениями в ботанической науке, о пограничных областях и важнейших проблемах научного и практического использования ботанических знаний и объектов. Такое деление, хотя и условное и иногда не бесспорное, способствует лучшему знакомству с содержанием книги.

В книге имеются следующие 9 «Обзоров»: Зоны растительности Земли (стр. 10—33), Растительная клетка (50—68), Органы растений и их строе-

ние (90—125), Питание, дыхание и водный режим растений (142—163), Размножение (206—233), Способность растений к движению (250—267), Приспособление растений к окружающей среде (276—293), Происхождение растений (340—355) и Система растений (356—393). К этому же типу, по нашему мнению, следовало бы отнести еще по крайней мере три главы, причисленные к ряду «Разрезов»: Специфические формы растительной жизни (172—191), Регенерация, старение и смерть (244—249) и Растительные сообщества и биоценозы (294—311).

«Разрезов» в книге 12: Растения как объект исследования и их значение для будущего человечества (34—50), Возбуждающие средства и лекарственные растения, яды, аптекарские товары и пряности (70—89), Важнейшие культурные растения человечества (126—141), Брожение и его производственное использование (164—171), Удобрение, орошение и освоение новых земель (192—205), Ростовые вещества, их действие и применение (234—243), Защита растений и борьба с вредителями (268—275), Охрана природы и охраняемые растения (312—321), Растение и человек (322—339), а также три упомянутые выше главы (Специфические формы. . ., Регенерация . . . и Растительные сообщества. . .), положение которых в этом ряду, по нашему мнению, спорно.

Основное содержание глав отражает их подробная рубрикация с указателем схем. Специальные значки в оглавлении и в начале каждой главы обозначают ее тип («Обзор» или «Разрез»).

Все главы насыщены полноценной научной информацией. Упоминаемые в тексте растения обязательно названы и по латыни, для многих из них объяснена этимология названий, часто кратко излагается история открытия вида, во всех разделах много к месту используемых и оживляющих изложение исторических сведений и вместе с тем общее содержание книги отражает уровень ботанических знаний сегодняшнего дня. Авторы постоянно приводят разнообразные примеры практического использования ботанических объектов и биологических явлений в утилитарных целях. Все главы пронизывает лейтмотив разносторонней полезности растений для человеческой практики и их незаменимости в естественных биоценозах и в биосфере в целом, уникальности как специфической формы жизни на Земле и необходимости в связи с этим бережного к ним отношения. Кроме того, во «Введении» и трех отдельных главах (Растения как объект исследования. . ., Растение и человек, Охрана природы. . .) специально акцентируется внимание на этих особенностях растений. В книге освещены вопросы происхождения и культуры важнейших пищевых и других полезных растений, отражена роль растений в круговороте веществ, показаны попытки создания замкнутых биологических систем (с участием водорослей и других растений) для космических целей, описана культура растений на искусственных субстратах, водных растворах и многое другое. Правильно освещены проблемы обеспечения населения Земли продовольствием, борьбы с вредителями сельскохозяйственных культур и защиты урожая, использования современных средств увеличения урожайности растений: селекции, удобрений, орошения и т. п., охраны природы.

В книге показаны успехи европейских (в первую очередь западногерманских), американских и других ученых в различных областях ботаники и их практических приложений: следует отметить, что достижения советских ученых также нашли некоторое отражение в соответствующих разделах (в частности, упоминаются работы Вавилова, Тахтаджяна, Дадыкина, Шапиро). Во всех главах книги при изложении достижений или открытий последних лет даются ссылки на научные и научно-популярные издания, где можно получить более подробные сведения по излагаемым вопросам.

Помимо этого в книге имеются четыре списка дополнительной литературы: 1) список важнейших учебников для высшей школы и некоторых монографий по общей ботанике (всего 34) — в основном на немецком языке, среди них ряд переводных изданий двух последних десятилетий;

2) список справочников, атласов, определителей и словарей имен растений (22) — только западногерманские издания 60-х годов; 3) список некоторых ботанических монографий и популярных изданий (19) и 4) список ряда специальных ботанических работ (26), прочтение которых требует предварительной подготовки (все также на немецком языке). Обычен в книге и прием отсылки читающего для справок или дополнительного разъяснения к другим разделам книги.

Книга дает цельное представление как о разнообразии форм растительной жизни, так и о важнейших процессах, определяющих существование организмов в разных условиях среды, их эволюцию и т. п. Наряду с этим по всему тексту разбросаны краткие очерки об отдельных растениях (их происхождении, введении в культуру, истории названий и т. д.) или об интересных примерах их практического использования (эти очерки выделены внутри страниц желтым фоном). Перечень их (всего их 100) вынесен в отдельный указатель в самом начале книги (стр. 9). Цель этих живых зарисовок — привлечь внимание несведущего читателя к любопытным фактам или явлениям, пробудить интерес к ботанике, к дальнейшему изучению книги. Эту же цель преследует и краткое предисловие, написанное профессиональным ботаником, профессором Г. Нейбауэром: «Чудо, которое называется растением» (стр. 8). В нем обрисованы планетарное значение растений и опасности, связанные с бездумным, безответственным отношением к ним.

Существенную информативную функцию выполняют в книге разнообразные иллюстрации; они занимают почти треть ее объема. Используются различные приемы полиграфии: выделение части текста и таблиц на цветном фоне; многочисленные цветные фотографии; красочные схемы (большей частью в разворот), образующие вместе с относящимся к ним текстом законченные «главки» книги (всего около 30). Они наглядно показывают и разъясняют те или иные явления в растительном мире: ландшафтную зональность Земли и тонкое строение клетки, действие лекарственных растений на организм человека и разнообразие форм у различных органов растений и их превращения, обмен и превращения веществ в органах растения и круговорот веществ в природе, и т. д.

Разнообразие приемов подачи материала, красочность, — все это делает книгу привлекательной для изучения. Полиграфическое качество издания очень высокое.

Учитывая все возрастающую необходимость разумного, опирающегося на научные основы использования природных ресурсов, а также их охраны и восстановления, во многих странах в последние годы растет число книг по этим вопросам, адресованных самым широким читательским массам. Такой рост происходит и в нашей стране. Однако в биологической научно-популярной литературе на русском языке (а также в информации, распространяемой с помощью телевидения и радио) до настоящего времени наблюдается явное преобладание работ зоологического характера. Только в самые последние годы появились отдельные отечественные и переводные издания общего ботанического плана: I том подписной серии «Жизнь растений» («Просвещение», 1974), «Мир растений» Ф. Вента («Мир», 1973) и некоторые другие. Среди геоботанических объектов наибольшим вниманием авторов пользуется лес, среди полезных растений — лекарственные. Но пока еще ощущается существенный недостаток книг научно-популярного жанра, рассчитанных на пробуждение у читателя глубокого интереса к ботаническим знаниям.

Рецензируемая книга, по моему мнению, может быть определена как образец серьезного научно-популярного издания именно такого типа; в ней простота и занимательность, разнообразие и красочность оформления сочетаются со строго научным изложением фактов и полнотой охвата проблем, с показом противоречий и нерешенных вопросов.

В. Н. Павлов.

Московский государственный университет.

Получено 22 IX 1975.

УДК 019.941 (045)

R. Lakusic. *Edraianthus* DC. (Prirodni Sistem populacija i vrsta roda). Godisnjak Bioloskog nstituta Univerziteta u Sarajevu. Vol. 36, 1973—1974 : 1—130. (**Р. Лакушич.** *Edraianthus* DC. Природные системы популяций и распространение рода)

T. V. SHULKINA. *R. LAKUSIC. EDRAIANTHUS* DC. (NATURAL SYSTEMS OF POPULATIONS AND THE DISTRIBUTION OF THE GENUS. 1973—1974)

В 1974 г. в Ежегоднике Биологического института при Сараевском университете вышла монография рода *Edraianthus* DC.

Род *Edraianthus* DC. (сем. *Campanulaceae* Juss.) является одним из интереснейших во флоре Европы. Имеются три монографические обработки его, выполненные Веттштейном (Wettstein, 1877), Беком (Beck, 1893), Янхеном (Janchen, 1910).

Автор монографии Радомир Лакушич имел возможность изучить не только обширные гербарные образцы, собранные во всех районах распространения рода, но также живые растения в природе и культуре. К исследованию были привлечены самые разнообразные методы, а именно: подробно изучено географическое распространение всех видов и их экологическая приуроченность, морфологические и в ряде случаев анатомические особенности видов, дана подробная цитологическая и генетическая характеристика. Такой всесторонний подход позволил автору разобраться в систематике этого небольшого, но весьма сложного рода.

Лакушич выделяет три секции: sect. I. *Edraianthus*; sect. II. *Spatulati* Janchen; sect. III. *Uniflori* Wettst. Первая и последняя секции включают еще и серии; даны ключи для их определения и ключ для определения видов.

Описания всех 24 видов выполнены очень подробно. Приведена полная синонимика, и даны цитаты, указан перечень всех мест распространения с перечислением просмотренных гербарных коллекций, вычерчен точечный ареал вида. Экологическая характеристика выполнена тщательно и дополнена краткими климатическими данными о соответствующих районах. Морфологическая характеристика включает описания как надземных, так и подземных частей растений. Отдельная глава посвящена полученным автором данным об амплитуде изменчивости листьев удлиненных побегов, брактей и чашечки. Эти описания иллюстрируются четкими фотографиями. Все виды изучались в природе, и для каждого указан фитоценоз, в котором он чаще всего встречается.

Автор нашел и описал новые виды *Edraianthus*; в монографии приведены их латинские диагнозы: *E. horvatii* назван в честь проф. Иво Хорвата (Ivo Horvat), распространен в горных районах Македонии. *E. jugoslavicus* распространен в западных и частично в восточных районах Югославии. *E. zogovicii* назван в честь доктора Бранко Зоговича (Branko Zogovic), распространен в высокогорном районе Комови (Югославия); *E. albanicus* обитает в южных высокогорных районах Албании; *E. sutjeskae* распространен в среднегорном поясе центральной Югославии; *E. vesovicii* назван в честь доктора Ягоша Вежовича (Jagos Vesovic), растет в субальпийском поясе Черногории. *E. apenninus* приурочен к альпийскому поясу гор на Апенинском п-ове. *E. bihariensis* встречается в Трансильванских Альпах. Кроме этого, критически пересмотрен объем остальных видов. Два диагноза из числа ранее данных исправлены и дополнены Радомиром Лакушичем.

В результате всестороннего изучения автор показывает, что род *Edraianthus* распространен на Балканском полуострове, в Италии и в Трансильванских Альпах, где встречается на самых различных высотах, начиная с берега моря до высоты 2500 м. Приурочен к известковым и доломитовым скалам и вулканическим породам. Род проявляет значительную пластичность, встречаясь в условиях различной температуры и влажности. В течение вегетационного периода некоторые виды рода испытывают воздей-

ствие очень низких (до —35°) и высоких (до 50°) температур; влажность воздуха может колебаться в пределах от 10 до 100%.

Все виды рода (за исключением *Edraianthus serpyllifolius* (Vis.) DC.) являются крайне светолюбивыми растениями. Главными факторами видообразования внутри этого рода и его эволюции, по мнению автора, были географо-экологическая и фенологическая изоляция.

В монографии, однако, совсем не упоминается *Edraianthus owerinianus* Rupr., произрастающий на Кавказе, в северном Дагестане. Как известно, Феє (Feer) выделил этот вид в особый род *Muehlenbergella*, основываясь на несколько отличном от других видов типе раскрывания коробочки. Но во «Флоре СССР» указанный вид оставлен в рамках рода *Edraianthus*. Хотелось бы знать позицию автора в отношении столь интересного в таксономическом отношении и по географическому распространению вида. Это замечание нисколько не умаляет, естественно, ценности монографии.

Жаль, что книга издана тиражом всего 500 экземпляров и скоро станет труднодоступной. В то же время она несомненно привлечет внимание не только систематиков, но и ботаников других направлений.

Т. В. Шулькина.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР.
Ленинград.

Получено 8 X 1975.

УДК 019.941 : 002.61 : 581.524.4 (234.85)

П. Л. Горчаковский. Растительный мир высокогорного Урала. «Наука», М., 1975, 283 стр., 41 илл., тираж 1150 экз.

I. M. KRASNOBOROV. *P. L. GORCHAKOVSKY.* THE PLANT WORLD OF THE ALPINE URALS. 1975

Монография П. Л. Горчаковского посвящена вопросам ботанической географии территории, находящейся на границе двух континентов — Европы и Азии. На Урале в прошлом происходили своеобразные флорогенетические процессы, выяснение которых помогает лучше понять историю и современный облик растительного покрова европейской части СССР и Сибири. Книга по существу является вторым, переработанным и значительно дополненным новыми материалами и разделами изданием ранее опубликованной работы этого же автора «Флора и растительность высокогорий Урала» (Изд. Уральского филиала АН СССР, Свердловск, 1966). О большей полноте этого издания можно судить уже по тому, что список сосудистых растений пополнился 60 видами, причем не случайными, заносными, а собственно высокогорными и арктоальпийскими.

Книга состоит из введения, девяти разделов и заключения. В первых четырех разделах дана история исследования, характеризуется положение высокогорий Урала в зональной и поясной системе растительности Урала и прилегающих равнин, условия среды в высокогорьях и их влияние на растения. Подробно разобраны вопросы фитоиндикации условий среды. В следующем пятом разделе дан конспект флоры с ее анализом. В последних четырех разделах описаны скальная растительность, горные тундры, луговая растительность и древесная растительность на ее верхнем пределе.

В каждом разделе в зависимости от объема и характера материала даны подразделы. Например, в разделе «Луговая растительность» отдельно характеризуются мезофильные луга, вторичные психрофильные луга, криофильные лужайки, хозяйственное значение и перспективы использования высокогорных лугов.

Рецензируемая книга отличается обстоятельностью и логичностью изложения. Все разделы строго продуманы, тщательно подобран иллюстративный материал — ясные и наглядные рисунки, схемы и таблицы. По сравнению с первым изданием здесь значительно меньше фотографий ландшафтов, фитоценозов и изображений растений; выбраны и помещены лишь самые лучшие.

В разделе «Особенности высотной дифференциации растительного покрова в разных по зональному положению частях Уральской горной страны» имеются подразделы, значительно облегчающие подачу материала. Новым является раздел «Фитоиндикация условий среды в высокогорьях». В нем на основе литературных данных, относящихся к другим горным системам, а также собственных наблюдений на Урале автор с ясностью и доступностью, которой могут позавидовать авторы некоторых учебников по экологии, излагает такие вопросы, как фитоиндикация снежного покрова и снежных лавин, вековая динамика горных ледников и экологических режимов приледниковых территорий, а также общих климатических условий (ветровой режим, колебания климата в прошлом, современный термический режим).

Конспект флоры высокогорий Урала в разделе «Флора высокогорий» пополнился такими интересными видами, как *Cryptogramma stelleri*, *Salix myrsinites*, *Koenigia islandica*, *Cerastium igoschinae*, *C. gorodkovianum*, *C. jenisseense*, *C. regelii* и др.

В фитоценотический очерк включен раздел «Сезонная динамика горных тундр», где приводятся данные по четырем наиболее типичным ассоциациям. Описания иллюстрируются оригинальными феноспектрами. Заново, по свежим материалам, написан раздел «Продуктивность основных типов горных тундр и ее изменение в ходе сукцессий». В раздел «Древесная растительность на ее верхнем пределе» включен интересный подраздел «Локальная экологическая и физиономическая дифференциация верхней границы леса». В нем на обширном материале показана физиономическая дифференциация верхней границы леса по составу преобладающих пород деревьев, прослежена закономерность их смен в зависимости от ряда экологических факторов, а также широты местности. Автор высказывает интересные мысли об особенностях распространения лиственничных лесов на Урале в послеледниковое время, о взаимоотношении лиственницы и темнохвойных пород.

Удачно изменены (по сравнению с первым изданием) названия некоторых разделов работы. Заменены наименования некоторых групп формаций (например, «вторичные психрофильные луга» вместо «вторичных горно-тундровых лугов»).

Автор учел новейшую литературу как по высокогорьям Урала, так и по другим горным системам земного шара.

В заново написанном «Заключении» подводятся краткие итоги, характеризуются особенности флоры и растительности высокогорий Урала в сравнении с другими горными системами, обосновывается необходимость охраны природы этих территорий путем организации новых заповедников и заказников, а также восстановления ранее существовавших, но ныне закрытых. П. Л. Горчаковский высказывает уверенность в том, что высокогорья Урала таят в себе еще немало ботанических загадок, выяснение которых будет способствовать разработке представлений о путях адаптации растений к экстремальным условиям, о закономерностях видообразования, об истории формирования флор и сукцессиях растительности.

Следует остановиться на некоторых недостатках рецензируемой работы. Нельзя согласиться с номенклатурой ряда эколого-морфологических групп высокогорных растений, выделяемых автором: «лишайники», «мхи», «папоротники» и далее «травянистые растения». Не совсем ясно, какого принципа он придерживался, выделяя при эколого-морфологической характеристике травянистых растений группы «розеточных», «опушенных» трав и затем группу «высокотравья» (это уже фитоценологический термин!). По-видимому, не все типы растительности описаны с оди-

наковой подробностью (более детально охарактеризованы горные тундры и мелколесья). При анализе флоры не отграничиваются собственно высокогорные виды от аркто-высокогорных, хотя отдельное рассмотрение этих групп в сравнении с другими высокогорными флорами (например Кавказа, гор юга Сибири) было бы полезным. Вызывает сомнение отнесение к высокогорной растительности дубовых криволесий Южного Урала, располагающихся на высоте 800—900 м над ур. м.; в связи с этим список флоры высокогорий несколько увеличился за счет видов, мало характерных для них (*Quercus robur*, *Ulmus scabra*, *Asperula odorata*, *Asarum europaeum*, *Pulmonaria officinalis* и некоторые другие).

Упомянутые недостатки не умаляют ценности обобщения результатов многолетних исследований автора и его предшественников. В новом, значительно улучшенном варианте монография П. Л. Горчаковского представляет собой обстоятельную сводку всех основных данных о составе и особенностях высокогорной флоры Урала, о структуре, закономерностях распределения, динамике и продуктивности сообществ горных тундр, лугов и мелколесий, о современном состоянии и динамических тенденциях верхней границы леса, о путях охраны и рационального использования растительных ресурсов. Эта книга будет полезна всем исследователям флоры и растительности горных стран и может послужить хорошей основой для дальнейших фитогеографических обобщений.

И. М. Красноборов.

Центральный
сибирский ботанический сад
Сибирского отделения АН СССР,
Новосибирск.

Получено 7 VII 1975.

ХРОНИКА

УДК 002.704.31 (540+47+57) 006.3 581.3

ИНДО-СОВЕТСКИЙ СИМПОЗИУМ ПО ЭМБРИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ ЭКОНОМИЧЕСКОГО ЗНАЧЕНИЯ (Дели, 2—6 III 1976)

M. S. YAKOVLEV, G. I. SAVINA. INDO-SOVIET SYMPOSIUM ON CROP PLANTS. (DELHI, 2—6 III 1976)

Индо-Советский эмбриологический симпозиум был проведен в соответствии с программой научного сотрудничества между Индийской национальной академией наук и Академией наук СССР при участии Научного центра важнейших ботанических исследований Делийского университета.

Программа симпозиума была чрезвычайно насыщенной, а тематика сообщений — весьма разнообразной. В докладах обсуждался ряд проблем, связанных с развитием репродуктивной сферы растений, преодолением несовместимости при отдаленных скрещиваниях и др.

Объектами исследований, представленных в докладах, были имеющие важное экономическое значение полевые, овощные, плодовые, масличные, технические культуры, а также растения, содержащие вещества, используемые в пищевой промышленности. Доклады включали материалы по эмбриональному развитию растений до и после опыления: исследования на микроскопическом и ультраструктурном уровнях, а также и гистохимические.

На заседаниях симпозиума было заслушано свыше 50 докладов; кроме того, ведущие эмбриологи Индии и Советского Союза прочли 8 лекций, посвященных важнейшим проблемам эмбриологии покрытосеменных. Рабочим языком совещания был английский.

Симпозиум открылся 2 III заседанием, на котором с приветственной речью выступил Президент Индийской ассоциации научных конгрессов **Б. П. Пал** (B. P. Pal). Он отметил большой вклад, который внесли в развитие эмбриологии русские ученые, и выдающееся значение открытия С. Г. Навшиным двойного оплодотворения. Президент указал на давние и тесные связи индийских и советских эмбриологов и отметил важность обмена информацией между ними для дальнейшего развития науки.

На первом заседании с краткой информацией о симпозиуме, его задачах и программе выступил известный индийский эмбриолог **Б. М. Джори** (B. M. Johri). **Реаят Кхан** (Reayat Khan) представил советской делегации индийских эмбриологов, **М. С. Яковлев** советских эмбриологов, охарактеризовав область исследований каждого из них.

Анализируя работы индийских ученых, представленные на симпозиуме, можно выделить несколько направлений эмбриологических исследований в Индии: 1) изучение динамики аминокислот, углеводов, белков, жиров и ферментов в процессе развития мужской (пыльник, пыльца) и женской (зародышевой мешок, зародыш, семяпочка, плод) генеративных сфер; 2) сравнительно-эмбриологические исследования в связи с решением вопросов систематики и филогении; 3) изучение апомиксиса; 4) исследование несовместимости при отдаленных скрещиваниях и разработка способов ее преодоления; 5) исследования с помощью метода культуры тканей.

Исследование динамики аминокислот, углеводов, белков, жиров и ферментов в процессе развития мужской и женской генеративных сфер

Судя по числу докладов и их активному обсуждению, работам этого направления в Индии в настоящее время придается большое значение. Исследования проводятся на высоком методическом уровне с использованием гисто- и биохимических методик, а также метода цитофотометрии.

Среди работ этого направления особенно выделяются исследования Ч. П. Малика (C. P. Malik) и его сотрудников (Пенджабский сельскохозяйственный университет). В своей лекции **Ч. П. Малик** осветил ряд общих вопросов: классификация ферментов и их распределение в пыльце, методы определения ферментов, влияние различных гормонов, бора и других веществ на их активацию и синтез. Он привел также данные о новых ферментах, обнаруженных в пыльце и пыльцевой трубке в последние годы.

В докладах Ч. П. Малика с сотрудниками были обсуждены вопросы метаболизма аминокислот, углеводов, жирных кислот во время прорастания пыльцы у ряда видов растений. Показано стимулирующее влияние ростовых веществ на прорастание пыльцы и рост пыльцевой трубки.

Ч. К. Шах (C. K. Shah) с сотрудниками (Гуджаратский университет) на основании цитофотометрического исследования развивающихся пыльников и молодых семяпочек у кукурузы и ряда других растений показали, что для микроспорогенеза характерно низкое содержание метаболитов во время митоза. Были отмечены положительные корреляции между количеством аскорбиновой кислоты и РНК на разных стадиях развития женского гаметофита. Установлено, что содержание гистонов уменьшается по мере развития зародышевого мешка; их больше в яйцеклетке, чем в синергидах.

В докладах **Н. Н. Бхандари, Р. Кипори** и **С. Натеш** (N. N. Bhandari, Ram Kishori, S. Natesh, Делийский университет) были представлены результаты гистохимических исследований динамики нуклеиновых кислот, белков и нерастворимых полисахаридов в развивающемся пыльнике и во время мегаспорогенеза у *Nigella damascena*. Они выявили увеличение количества нуклеиновых кислот от стадии мейоцитов до тетрад. В процессе развития тапетума отмечено прогрессивное уменьшение концентрации гистонов, при развитии микроспор наблюдается обратная тенденция.

Изучение мегаспорогенеза показало, что в археспориальных клетках и материнских клетках мегаспор содержится значительное количество РНК и белков, затем в процессе дальнейшего развития женской генеративной сферы наблюдается ослабление интенсивности окрашивания на РНК и белки.

Большого внимания заслуживают материалы исследования динамики нуклеиновых кислот и метаболитов в зародышевом мешке, представленные в докладе **Р. Н. Капила** и **С. Ч. Тивари** (R. N. Kapil, S. C. Tiwari, Делийский университет). С помощью флуоресцентного микроскопа было показано, что яйцеклетка и полярные ядра зародышевого мешка содержат малые количества ДНК. Авторы указывают, что дополнительный синтез ДНК и метаболитов происходит после оплодотворения.

Значительное число работ индийских ученых было посвящено изучению распределения метаболитов и ферментов в зародыше покрытосеменных.

Ч. П. Малик, С. Вермани и **Н. Тхапар** (C. P. Malik, Surjeet Vermani, Neeru Thapar) проанализировали распределение ферментов в подвеске развивающегося зародыша *Brassica campestris* и обсудили физиологическую роль подвеска. Они отметили, что функция его связана в основном с поглощением и транспортом метаболитов из окружающих тканей в развивающийся зародыш. Они выдвинули предположение о секреторной функции подвеска.

Ч. К. Шах и **С. Б. Срикумари** (C. K. Shah, S. B. Sreekumari, Гуджаратский университет) с помощью цитохимических исследований зародышей кукурузы, пшеницы и других растений показали, что наибольшая интенсивность реакций на аскорбиновую кислоту, РНК и белки наблюдается на глобулярной стадии зародыша. Установлены высокое содержание гистонов и небольшое количество аскорбиновой кислоты и РНК в яйцеклетке. Высказано предположение о том, что высокое содержание гистонов обусловливает неактивное состояние женской гаметы.

В докладе **В. М. Раджесвари** и **Ш. Ч. Гупты** (V. M. Rajeswari, Shrish C. Gupta, Делийский университет) были приведены данные о распределении нерастворимых полисахаридов в покровах семяпочки и изменении их количества в процессе развития зародышевого мешка и зародыша *Luffa*. Авторы показали, что клетки наружного интегумента семяпочки содержат небольшое количество нерастворимых полисахаридов, а во внутреннем интегументе они отсутствуют. В зародышевом мешке полисахариды появляются на четырехъядерной стадии, и по мере его развития их количество возрастает. Ко времени оплодотворения полисахариды потребляются. Нерастворимые полисахариды появляются вновь в гаустории зародыша, что объясняется его абсорбционной способностью. Постепенное увеличение содержания полисахаридов наблюдается в микропилярной части эндосперма; они используются в процессе развития зародыша. Большие запасы нерастворимых полисахаридов содержит семенная кожура.

Доклад **М. Р. Виджаярагхавана** и **У. Дхар** (M. R. Vijayaraghavan, Usha Dhar, Делийский университет) был посвящен гистохимическому исследованию развивающегося зародыша *Linum usitatissimum*. Авторы показали увеличение концентрации метаболитов в зародыше и эндосперме по мере их развития. Ими установлено, что при прорастании семян количество РНК и ДНК увеличивается в клетках верхушки стебля и листовых примордиях, что свидетельствует об их активной роли в процессах роста и дифференциации.

Ч. Б. Сехгал и **В. Парик** (C. B. Sehgal, Varsha Parikh, Делийский университет) представили доклад о распределении белков и нерастворимых полисахаридов в развивающихся плодах *Cajanus cajan*. Они пришли к заключению, что перикарп функционирует как важная фотосинтезирующая структура, а питательные вещества перемещаются в зародыш из интегумента через нуцеллус и эндосперм.

В докладе **С. П. Бхатнагара** и **Х. Каллараккала** (S. P. Bhatnagar, José Kallarackal, Делийский университет) были приведены материалы, полученные в результате цитохимического исследования семяпочки *Linaria bipartita*. Авторы отмечают, что синергиды, антиподы и эндотелий играют активную роль в питании зародышевого мешка перед оплодотворением. После оплодотворения поток питательных веществ идет главным образом через гаустории эндосперма. Установлена прямая корреляция между наличием у растений эндоспермальных гаусториев и эфемерной природой их антипод.

Значительное место в работах индийских ученых отводится экспериментальному изучению репродуктивной сферы растений. В этом плане весьма интересна работа **Мохана Рама** (Mohan Ram) с сотрудниками (Делийский университет), посвященная изучению влияния гормонов на изменение пола у двудомных растений. Они показали, что фенотипические изменения пола цветка у конопли могут быть индуцированы регуляторами роста. При воздействии различных гиббереллинов и других биологически активных веществ наблюдалось развитие мужских цветков на женских растениях. Феминизация включала редукцию числа тычинок и модификацию тычиночных зачатков; возникали цветки, идентичные женским цветкам в контроле. При воздействии гиббереллина на женские растения развивались мужские цветки, содержавшие функциональную пыльцу. Последняя, однако, являлась генетически женской, и при использовании ее для опыления нормальных женских цветков образовались семена, давшие 100% женских растений. Как отмечают авторы, эта работа имеет большое практическое значение, полученные данные могут быть использованы для увеличения продуктивности растений.

Экспериментальный метод исследования был использован также в работе **Р. Н. Капила и С. И. Тивари** (R. N. Kapil, S. I. Tiwari). Путем инъекции пыльцы в завязь были получены жизнеспособные семена у *Papaver*. Применение ростовых веществ привело к искусственной индукции партенокарпии у видов *Papaver*, *Datura*, *Nicotiana*.

Сравнительно-эмбриологические исследования в связи с решением вопросов систематики и филогении

Среди работ этого направления наиболее значительными являются исследования **Б. Тиаги и Х. М. Бехла** (B. Tiagi, H. M. Behl, Раджастанский университет). Доклад их был посвящен развитию семени у *Fabaceae*. Они дали подробную характеристику развития семяпочки, зародыша и эндосперма. На основании структуры макросклереид и гиподермальных остеосклереид выделены четыре основные формы семян. Сделано заключение о тенденции в эволюции плодов: уплощение и уменьшение размеров, редукция числа семян. На основании анатомических признаков семян и плодов уточнены границы некоторых родов. В докладе **Б. М. Джори и К. Б. Амбегаокара** (B. M. Johri, K. B. Ambegaokar, Делийский университет) детально прослежены и описаны развитие и структура семяпочки, зародышевого мешка, зародыша и эндосперма у четырех видов *Triticale*.

Судхир Чандра (Sudhir Chandra, Барейллийский колледж) доложил результаты детального исследования эмбриологии пшеницы.

Доклад **П. К. Дешпанде** и **П. С. Раджу** (P. K. Deshpande, P. S. Raju, Нагпурский университет) был также посвящен эмбриологии пшеницы; авторы подробно описали развитие женской и мужской генеративной сфер и уделили большое внимание строению зрелой зерновки.

Исследование апомиксиса

Значительное число докладов было посвящено изучению апомиксиса у различных видов покрытосеменных.

К. С. Джагдишчандра (K. S. Jagdishchandra, Майсурский университет) показал, что у тетраплоидных форм представителей рода *Cymbopogon* наблюдается соматическая апоспория факультативного типа.

В докладе **Ч. Шантаммы** (C. Shantamma, Майсурский университет) у вида *Cenchrus glaucus* отмечено образование апоспорических зародышевых мешков и установлено, что этот вид является облигатным апомиктом.

В некоторых сообщениях были изложены данные о различных способах возникновения апомиктичных зародышевых мешков: из клеток интегумента — доклад **Х. Махесвари Деви** и **Т. Пулладжана** (H. Maheswari Devi, T. Pullajan, Андхрасский университет), из клеток нуцеллуса — доклад **С. П. Чоды** и **Р. К. Бханвары** (S. P. Choda R. K. Bhanwara, Пенджабский университет).

Х. С. Нараяна и **М. К. Шарма** (H. S. Narayana, M. K. Sharma, Раджастанский университет) в своем докладе показали, что у представителей сем. *Rosaceae* способ репродукции может быть амфимиктичным, апомиктичным или амфимиктичным с потенциальной возможностью апоспории.

Большой интерес у слушателей вызвал доклад **Г. А. Ноглера** (G. A. Nogler), сотрудника Института общей ботаники г. Цюриха, временно работающего в Делийском университете. Автор представил данные, свидетельствующие о том, что исследованный им вид *Ranunculus auricomus* является полиморфным и апомиктичным. Было отмечено, что полиплоидные растения в большинстве случаев являются апомиктичными и образуют апоспорические зародышевые мешки, тогда как изученные диплоидные представители являются половыми формами.

В докладе содержится анализ факторов, лежащих в основе гаметофитного апомиксиса.

Данные, приведенные в докладах, свидетельствуют о том, что апомиксис широко распространен среди культурных растений, поэтому тщательное и всестороннее изучение его имеет важное практическое значение.

Исследование несовместимости при отдаленных скрещиваниях и разработке способов ее преодоления

Большое внимание участников симпозиума привлекла проблема несовместимости при отдаленных скрещиваниях.

В докладе **Б. М. Джори** и **Н. С. Пундира** (B. M. Johri, N. S. Pundir, Делийский университет) были приведены данные об эмбриональных процессах при межвидовых скрещиваниях хлопчатника; темпорально исследовались процесс оплодотворения, эмбриогенез и эндоспермогенез. Авторами показана возможность преодоления трудностей, связанных с неполноценностью гибридных семян, путем выращивания молодых гибридных зародышей и семяпочек в культуре.

Д. Ч. Састри и **К. Р. Шиванна** (D. C. Sastri, K. R. Shivanna, Делийский университет) привели интересные данные о применении смеси совместимой убитой пыльцы и несовместимой живой для преодоления несовместимости при скрещивании видов *Sesamum indicum* и *S. mulayanum*. Как показало исследование, факторы, задерживающие рост пыльцы *S. mulayanum*, действуют не только на рыльце, но и в столбике *S. indicum*. Применение убитой совместимой пыльцы оказалось эффективным для преодоления реакций несовместимости на рыльце, но не в столбике.

Данные, представленные в вышеуказанных докладах, имеют большое практическое значение.

Исследования с помощью метода культуры тканей

Этот важнейший современный метод исследования применяется индийскими эмбриологами для различных целей.

1. Изучение морфогенеза. В докладе **Н. С. Рангасвами и А. Шротриа** (N. S. Rangaswami, Akhilesh Shrotria, Делийский университет) были изложены данные, полученные при изучении культуры нуцеллуса некоторых *Cucurbitaceae*. Обсуждены проблемы органо- и гистогенеза.

2. Выращивание гибридных зародышей и изучение влияния регуляторов роста на семяпочку. **Б. М. Джори и Н. С. Пундир** (B. M. Johri, N. S. Pundir) доложили материалы исследования по выращиванию гибридных зародышей и семяпочек хлопчатника на различных питательных средах с целью преодоления неполноценности гибридных семян. В условиях культуры были получены проростки. Были также представлены данные о влиянии некоторых регуляторов роста на развитие зародыша, эндосперма, интегументов у *Gossypium hirsutum*.

Анализ работ, проводимых с использованием метода культуры тканей, свидетельствует о его большой значимости и перспективности исследований, осуществляемых с его помощью.

Доклады советских исследователей касались ряда общих проблем эмбриологии, имеющих существенное теоретическое и практическое значение.

Проблеме происхождения и развития гамет был посвящен доклад **М. С. Яковлева** (БИН, Ленинград). Автор показал, что результатом мейоза является возникновение микро- и мегагаметоцитов, которые непосредственно принимают участие в формировании гамет. В докладе указано на отсутствие в зародышевых мешках и пыльцевых зернах гомологов архегониев и антеридиев и отмечено, что все 8 ядер зародышевого мешка являются потенциальными гаметами. Аналогичное мнение высказано о генезие мужских половых элементов.

Е. Н. Герасимова-Навашина (Институт химической физики, Москва) в лекции и докладе изложила свое понимание механизма процесса двойного оплодотворения. Автор связывает функционирование гамет при двойном оплодотворении с периодами митотического цикла клетки и делает вывод, что в основе двойного оплодотворения лежат процессы митоза, несколько видоизмененные в связи с конкретными условиями развития половых элементов.

Доклад **А. А. Чеботаря** (Ботанический сад АН Молдавской ССР, Кишинев) был посвящен некоторым эмбриологическим проблемам формирования семян у культурных растений. Автор описал и проанализировал эмбриональные изменения, связанные с плазматической и генетической несовместимостью, и указал на важные для практики задачи, стоящие перед эмбриологами, — преодоление несовместимости при скрещивании, выращивание гибридных зародышей и др.

В своей лекции об онтогенезе и формообразовании пластид А. А. Чеботарь привел результаты экспериментальных исследований их генезиса в вегетативных и генеративных органах ряда семейств на электронномикроскопическом уровне. Была дана подробная характеристика морфогенеза пластид в формирующихся половых клетках.

В докладе **В. П. Банниковой, О. А. Хведынич, В. А. Заславского** и **О. В. Овсянниковой** (Институт ботаники АН УССР, Киев) о функциональных и морфологических особенностях развивающихся пыльцевых зерен *Nicotiana tabacum* с помощью метода двухволновой цитофотометрии было показано отсутствие синтеза ДНК в сфере вегетативной клетки развивающегося пыльцевого зерна табака. Авторами определена продолжительность этапов митотического цикла генеративной клетки, установлено, что репликация ДНК в ее сфере приурочена к началу интерфазы и занимает больше половины ее (59%). Следующими по длительности является период G_2 (31%), наименьшая продолжительность — у периода G_1 (10%).

Лекция **В. П. Банниковой** была посвящена проблеме межвидовой несовместимости. Отмечено существование общих закономерностей, лежащих в основе межвидовой несовместимости, выделены критические периоды в ее проявлении. Установлена важнейшая морфологическая реакция несовместимости — нарушение клеточной репродукции — и обоснован дифференцированный подход к выбору методов направленного воздействия с целью преодоления несовместимости.

Т. Б. Батыгина (БИН, Ленинград) в своем докладе об отдаленной гибридизации в сем. *Gramineae* показала, что несовместимость при отдаленных скрещиваниях может проявляться на трех этапах: 1) при взаимодействии пыльцы и пыльцевых трубок с тканями пестика, 2) в процессе оплодотворения, 3) при развитии зародыша и эндосперма. Она отметила, что различный характер и степень нарушений в развивающемся зародыше и эндосперме свидетельствуют о том, что при каждом скрещивании и в каждом растении, используемом в качестве материнской формы, складывается особый специфический тип взаимоотношений гибридных и материнских тканей.

В лекции по эмбриологии пшеницы Т. Б. Батыгина показала, что темпы объединения спермиев с ядрами зародышевого мешка неодинаковы. Она отмечает, что определенным состояниям яйцеклетки спермия и зиготы всегда строго соответствуют определенные состояния полярных ядер, спермия и эндосперма. Эта корреляция мало подвержена влиянию внешних факторов. Автором проанализировано развитие зародыша пшеницы, позволившее выделить новый тип эмбриогенеза Graminad-тип.

Г. Е. Гваладзе-Урушадзе (Институт ботаники АН Груз. ССР, Тбилиси) сделала доклад об асинхронном делении зародыша и эндосперма сем. *Liliaceae*. На основании сравнительно-эмбриологического исследования ряда видов лилейных она высказала мнение, что участие халазального полярного ядра в процессе оплодотворения является стимулирующим фактором, способствующим более быстрому развитию эндосперма по сравнению с зародышем.

Г. Я. Жукова (БИН, Ленинград) прочитала доклад об ультраструктурных аспектах образования запасных веществ в эмбриогенезе цветковых растений. Основное внимание она уделила функциональным особенностям пластидного аппарата хлорофиллоносного зародыша покрытосеменных растений. Анализ структурных особенностей хлоропластов (объекты: *Nelumbo nucifera*, *Alcea rosea*, *Tilia platyphylla*) позволил ей высказать предположение об их участии в синтезе запасных полисахаридов (вторичный крахмал) и запасного белка зародыша.

Доклад **М. П. Солнцевой** (БИН, Ленинград) был посвящен гемигамии — неполному слиянию гамет во время оплодотворения, когда спермий проникает в яйцеклетку, но не сливается с ее ядром, а делится независимо от него. Она описала ряд закономерностей, лежащих в основе гемигамии: деление ядра спермия в яйцеклетке осуществляется нормально; при последующих делениях его производных часто наблюдаются аномалии, приводящие к формированию реституционных (диплоидных) ядер; производные спермия во время митоза могут сливаться с женскими ядрами, образуя триплоидные ядра; в дальнейших делениях этих ядер наблюдаются аномалии, приводящие к формированию сбалансированных гексаплоидных ядер. Автор делает вывод о наличии тенденции образования сбалансированных диплоидных и гексаплоидных ядер в гемигамных зародышах и о химерной природе последних.

Г. И. Савина (БИН, Ленинград) сделала доклад о некоторых специфических особенностях эмбриологии орхидных. На примере орхидных Ленинградской области были показаны редукция женской генеративной сферы, нарушение двойного оплодотворения, подавление развития эндосперма. Сделано заключение о том, что нарушения двойного оплодотворения встречаются чаще у видов с более сильной редукцией зародышевого мешка.

Доклады советских исследователей вызвали живой интерес и активно обсуждались участниками симпозиума.

Делегации советских эмбриологов была представлена возможность посетить Индийский сельскохозяйственный исследовательский институт и Отдел ботаники Делийского университета.

В сельскохозяйственном институте советских ученых познакомили с его историей, структурой и основными направлениями исследований; они посетили библиотеку и музей, где представлены основные достижения Института. Существенное внимание в Институте уделяется выведению новых сортов культурных растений, более урожайных и устойчивых к грибным заболеваниям. Ведутся работы по преодолению нескрещиваемости растений и получению мутаций с помощью ультрафиолетовых лучей, рентгеновского облучения и т. д. В лаборатории культуры пыльников исследуется эффективность различных питательных сред для выращивания эмбриоидов.

В Делийском университете советская делегация посетила лаборатории эмбриологии, физиологии, гистохимии и культуры тканей. Следует отметить, что исследования в университете проводятся на высоком методическом уровне, лаборатории хорошо оснащены оборудованием из Советского Союза, Швеции, ГДР и других стран.

Советским ученым была также предоставлена возможность познакомиться с древнейшими историческими памятниками Индии: проведена экскурсия по городу Дели, в город Агру, где были осмотрены форт Агра, мавзолей Тадж-Махал, древний город Фатехпур-Сикри.

Индо-Советский симпозиум является положительным примером сотрудничества ученых в области одной из фундаментальных ботанических дисциплин — эмбриоло-

гии растений. Непосредственное общение индийских и советских ученых способствовало интенсивному обмену информацией; установлены контакты со многими эмбриологами Индии. Каждый член советской делегации привез не менее сотни работ индийских коллег, представляющих большую научную ценность.

Советские ученые передали для публикации в Индии тексты своих докладов и лекций. На заключительном заседании Б. П. Пал и другие организаторы симпозиума высказали пожелание о проведении очередного совместного симпозиума в Советском Союзе.

Заканчивая краткий обзор работы Индо-Советского симпозиума по эмбриологии растений, следует отметить его хорошую организацию, обилие интересных докладов и их деловое обсуждение. Общение с индийскими эмбриологами было весьма приятным и полезным. Мы считаем своим долгом выразить сердечную благодарность организаторам симпозиума и всем индийским коллегам за приглашение принять участие в его работе.

М. С. Яковлев, Г. И. Савина.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 9 VI 1976.

УДК 002.704.31 : 006.3 : 58 : 006.16 : 006.12 : 001 (47+57)

3-я НАУЧНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ МОЛОДЫХ СПЕЦИАЛИСТОВ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА ИМ. В. Л. КОМАРОВА АН СССР

O. YA. KOROLYOVA, A. L. SHAVARDA. THIRD SCIENTIFIC CONFERENCE OF YOUNG SPECIALISTS OF THE V. L. KOMAROV BOTANICAL INSTITUTE OF THE ACADEMY OF SCIENCES OF THE U. S. S. R.

На недавно проходившей в Ботаническом институте АН СССР (БИН) конференции были представлены доклады, отражающие работу молодых исследователей в различных лабораториях и отделах Института. В докладах охвачены почти все направления научной деятельности БИНа, что свидетельствует о широком участии молодых специалистов в решении стоящих перед Институтом проблем.

Конференция открылась 31 III 1976 г. в зале заседаний Ученого совета БИНа. После вступительного слова заместителя директора института В. А. Алексеева был заслушан отчетный доклад комиссии по охране ботанических объектов Ленинградской области. Комиссия эта (**А. Е. Бобров, Н. П. Васильев, Г. Н. Вьюнова и Е. А. Иванова**) создана в 1974 г. по инициативе Совета молодых специалистов; она занималась обследованием заказников с целью уточнения степени нарушения фитоценозов в Кингисеппском, Ломоносовском и Волосовском районах, а также на Карельском перешейке. Комиссией была проведена инвентаризация видов сосудистых растений на территориях заказников, и для каждого вида применительно к местным условиям определен биологический режим охраны. Деятельность комиссии получила высокую оценку конференции, на которой были обсуждены ближайшие планы ее работы.

Е. Б. Попов в своем докладе обратил внимание на факты, свидетельствующие о возможности сосуществования в одной среде видов со сходными экологическими потребностями. Было высказано предположение, что в ряде случаев механизм этих исключений из принципа экологического расхождения может быть аналогичен механизму, обеспечивающему процветание так называемых комменсальных форм.

Большой интерес вызвали доклады, посвященные новым методом исследования. **А. Л. Шаварда** предложил новый вариант реакционной газовой хроматографии, позволяющий получать информацию об углеродном скелете каждого компонента сложной смеси без его выделения, т. е. в единой хроматографической схеме. На конкретном примере было продемонстрировано применение метода к анализу эфирных масел.

В докладе **Л. С. Гуревич** и **А. М. Беккер** детально описано применение новой, модифицированной ими высокоспецифичной методики определения содержания ИУК в тканях растений. В основу метода положена реакция взаимодействия ИУК с уксусным ангидридом, ведущая к образованию интенсивно флуоресцирующего соединения.

Н. И. Габараева рассмотрела влияние диэтилнитрозамина (ДЭНА) и нитрозоэтилмочевины (НЭМ) на проростки *Cucurbita pepo* L. Было отмечено, что воздействие ДЭНА и НЭМ на проростки *C. pepo* сходно и потому является неспецифичным или малоспецифичным. Оно выражается в нарушении корреляций роста проростков, в общем торможении роста сердцевинной и коровой паренхимы. Наблюдается определенная зависимость между дозой канцерогена и размахом происходящих изменений.

На конференции были представлены также доклады, имеющие практическую направленность. В последнее время обращается большое внимание на широкое распространение кормовых трав в нечерноземной зоне. **Л. Н. Абышева** исследовала семенную продуктивность люцерны на Карельском перешейке. Установлено, что дефицит бора в почве вызывает «желтуху», что приводит не только к потере урожая семян,

но даже к гибели растений. Показано, что при внекорневой подкормке бором признаки этого заболевания не проявляются или проявляются в очень незначительной степени, что способствует повышению семенной продуктивности растений.

1 IV конференция продолжила свою работу. Утреннее заседание было посвящено анатомо-морфологическим исследованиям, составляющим одно из основных направлений работы Института.

Предполагаемые пути транспорта ассимилятов у некоторых представителей сем. *Chenopodiaceae* были обсуждены в докладе **Е. В. Вознесенской.** На основе электронномикроскопического изучения ассимилирующих органов нескольких видов было выделено три типа структуры в зависимости от расположения проводящих тканей по отношению к хлоренхиме.

Используя метод электронной микроскопии, **М. Н. Телепова** показала, что в клетках колеоптиля этиолированных проростков кукурузы в возрасте 2—4 дней встречаются различные типы пластид. Обсуждалось их тонкое строение.

Доклад **Т. Д. Шиммель** был посвящен анатомо-морфологическим характеристикам, изучавшимся в процессе развития листа и листового следа *Bryophyllum daigremontianum* Berg. Была сделана попытка связать эти характеристики с точками перегиба на кривой роста листа в длину (рост листа в длину описывается функцией Гомпертца).

При изучении аномальных колосков кукурузы, найденных в нормально развитых соцветиях, **Н. П. Васильев** обнаружил, что они несут увеличенное число всех элементов, причем наблюдается изменчивость в их морфологическом строении. Было высказано предположение о филогенетическом значении этих аномалий.

После перерыва были заслушаны доклады систематиков, вызвавшие оживленное обсуждение. Флористическое направление было представлено в докладе **А. Е. Бородиной**, изучавшей миграционно-генетические элементы флоры Вепсовской возвышенности. На основании сопоставления этих элементов с данными четвертичной геологии было высказано предположение о том, что современная флора в этом районе в своем наиболее древнем ядре содержит реликт флоры соминского межстадиала валдайского оледенения.

Рассматривая типовую секцию *Anthyllis* рода *Anthyllis*, **З. В. Клочкова** выявила некоторые признаки для диагностики этой секции; среди них важнейшими являются структура генеративного побега, частичная редукция листьев и связанная с ней гетерофиллия, а также размер, окраска и форма зубцов чашечки.

И. Б. Тихменева рассказала об экологии опыления некоторых растений, являющихся типичными компонентами реликтовых степных сообществ Якутии. Была показана необходимость ксеногамии для опыления большинства изученных видов.

Несколько докладов было посвящено растительности западного Таймыра. В докладе **И. В. Степановой** рассмотрены вопросы экологии и количественного учета макро- и микромицетов в тундрах на территории Таймырского биогеоценологического стационара. Кроме того, обсуждались следующие вопросы: действие ржавчинных и головневых грибов на процессы фотосинтеза и семенную продуктивность высших растений, а также участие почвенных микромицетов в разложении органического материала в условиях Арктики.

Доклад **Н. М. Деевой** был посвящен изучению фенологических аспектов сезонных и разногодичных изменений основных тундровых фитоценозов упомянутого стационара. Она рассмотрела также характер сезонной динамики некоторых физиологических процессов. Установлено, что сезонный ход фотосинтеза растений связан с ходом их развития в период вегетации.

В. А. Демьянов сообщил о результатах изучения растительного покрова лиственничных редколесий на крайнем северном пределе распространения древесной растительности. В редколесьях существует сложная система взаимоотношений растений. Древесный ярус охватывает своим влиянием все нижние ярусы в растительных сообществах редин и редколесий, а также накладывает свой отпечаток и на взаимоотношения внутри подчиненных ярусов.

Проведенная конференция показала достаточно высокий научный уровень работ молодых специалистов. В их исследованиях используются различные современные методические подходы, позволяющие получать убедительные результаты. Нужно также подчеркнуть стремление молодых специалистов к широким теоретическим обобщениям. Все или почти все доклады могли быть представлены и на семинарах отделов, а некоторые — на заседаниях Ученого совета БИНа.

О. Я. Королева, и *А. Л. Шаварда.*

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград.

Получено 9 VI 1976.

ПИСЬМА В РЕДАКЦИЮ

УДК (044.1/.2) : 019.941 : 002.01 : 633.2.03

ПИСЬМО В РЕДАКЦИЮ

T. A. RABOTNOV. IN CONNECTION WITH THE REVIEW OF THE BOOK «GRASSLAND SCIENCE» BY B. M. MIRKIN AND E. P. MATVEEVA

В № 1 «Ботанического журнала» за 1976 г. опубликованы рецензии Б. М. Миркина и Е. П. Матвеевой на мою книгу «Луговедение». В них высказан ряд критических замечаний; по некоторым из них необходимо дать пояснения.

1. Б. М. Миркин и Е. П. Матвеева считают целесообразным под луговой растительностью понимать лишь фитоценозы, образованные травянистыми мезофитами. С этим можно согласиться. Более широкая трактовка луга (вслед за А. П. Шенниковым), включающая фитоценозы, состоящие не только из травянистых мезофитов, но и из гигрофитов, обусловлена нежеланием выделять особый тип травяной (гигрофитной) растительности, а также большими трудностями, возникающими при проведении границ между мезофитными и гигрофитными травяными фитоценозами.

2. Согласен с замечанием Б. М. Миркина, что не следует заменять привычный термин «эдификатор» термином «детерминант», хотя он имеет преимущество как приоритетный и более точный. Однако не следует термин «детерминант» применять в смысле Л. Г. Раменского, в этом случае следует говорить об индикаторных видах.

3. Не могу согласиться с замечанием Б. М. Миркина о том, что выделение биогеоценотических горизонтов противоречит отсутствию в большинстве луговых фитоценозов ярусности.

4. По-видимому, я прав, утверждая, что разнотравные группировки «при одновременном очень малом участии злаков» (см.: «Луговедение»: 9; разрядка моя, — *Т. Р.*) — кратковременные образования. Перечисленные Е. П. Матвеевой разнотравные фитоценозы содержат более или менее значительные количества злаков, а ценоз с преобладанием таволги вязолистной характеризует быстро проходящую стадию демутации, возникающую на месте уничтоженного леса.

5. Считаю верным высказанное мною положение: «нельзя считать правильным принцип выделения типов растительности (не только травяной см: «Луговедение» : 9; разрядка моя, — *Т. Р.*), используя как основу систематическую принадлежность доминирующих растений». Неверно утверждение Матвеевой, что В. Н. Сукачев, А. П. Шенников и подавляющее большинство фитоценологов придерживаются противоположной точки зрения. Ведь речь идет о типах растительности, а не об ассоциациях и формациях. Сукачев, Шенников, а также другие фитоценологи выделяют, например, лесной тип растительности, включая в него фитоценозы, образованные видами, относящимися как к голосеменным, так и к покрытосеменным (ко многим семействам).

6. Е. П. Матвеева пишет, что вызывает недоумение «замечание на стр. 349 о том, что в Англии на пастбищах в результате длительного нерегулируемого выпаса разросся белоус». На этой странице речь идет о положительном влиянии на белоус выпаса овец. Этот факт установлен не только в Англии, но и в других регионах, в том числе в СССР (Карпаты, Кавказ). Наблюдения А. П. Шенникова, на которые ссылается Матвеева, относятся к выпасу крупного рогатого скота.

7. Е. П. Матвеева считает, что не следует отрицательно отзываться о классификации по доминирующим видам. В настоящее время, однако, все большее число исследователей признает нецелесообразным выделение ассоциаций на основе только доминантов.

Т. А. Работнов.

Московский государственный университет.

Получено 27 V 1976.

УДК (044.1/.2) : 581.524.4/23)

ПИСЬМО В РЕДАКЦИЮ

G. SH. NAKHUTSRISHVILI. ON THE ACCOUNT OF THE LETTER BY K. V. STANYUKOVICH AND O. A. AGAKHANYANTS «ON THE ARTICLE BY G. SH. NAKHUTSRISHVILI, PUBLISHED IN THE BOTANICAL JOURNAL № 5, 1974»

В ботаническом журнале» (1975, № 4) в разделе «Письма в редакцию» опубликовано письмо К. В. Станюковича и О. А. Агаханянца «О статье Г. Ш. Нахуцришвили».

Авторы отмечают, что из моей обзорной статьи «Современное состояние экологических исследований высокогорий» (Бот. журн., 1974, № 5) якобы «выпал ряд существенных работ» (см. стр. 612).

В связи с этим считаю нелишним дать пояснения к замечаниям указанных авторов. В своей обзорной статье я ни в коей мере не претендовал на исчерпывающий анализ всех фитоэкологических работ, проводимых на земном шаре. Я попытался лишь охарактеризовать исследования в тех экологических центрах, где в течение многих лет проводятся работы главным образом по экологической физиологии, экобиоморфологии и ритмике развития высокогорных растений и растительности. Мною были затронуты в основном наиболее обобщающие и фундаментальные работы, а также и некоторые оригинальные в методологическом отношении исследования (например: Walter, Medina, 1969). В моей статье рассмотрены работы, опубликованные лишь за последние 10—12 лет.

Именно по всем этим причинам в обзор не вошли экологические шкалы для растений пастбищ и сенокосов горных районов СССР, составленные И. А. Цаценкиным, работы Зигмара Брекле, построенные на спорадических наблюдениях в высокогорьях Афганистана, и другие подобные исследования.

Станюкович и Агаханянц пишут: «Игнорируется серия работ одного из авторов письма по биологической продуктивности и возрастному составу популяций пустынных высокогорных растений». Мне хорошо знакомы работы специалиста по высокогорной растительности К. В. Станюковича; но, не принижая их значения, я могу утверждать, что все они (в том числе и работы по изучению продуктивности и популяций) являются по существу не экологическими, а геоботаническими (хотя в каждой из них приводятся различные сведения об экологии высокогорных растений). Лишь при более широком понимании сущности экологии растений (например, в интерпретации англо-американской школы) их можно было бы отнести к экологическим исследованиям. Но мой обзор базировался на работах, носящих в основном эколого-физиологический и эколого-морфологический характер.

Как видно из письма К. В. Станюковича и О. А. Агаханянца, у них вызвало наибольшее недоумение мое утверждение о прекращении экологических исследований на Памире. Я с уверенностью могу повторить то же самое и теперь, так как те эколого-физиологические исследования, которые проводились в таком широком плане на Памире (и о которых я довольно подробно пишу в своей статье), впоследствии были расширены и углублены не в высокогорьях, а в пустынях Каракум и Гоби, в Арктике и т. д. О прекращении таких специальных эколого-физиологических исследований свидетельствует и то, что за последние 10 лет по экологии (экологической физиологии и экобиоморфологии растений) почти не публиковались работы на современном уровне и фитоэкологии.

Все работы, которые перечисляют Станюкович и Агаханянц («Улучшение пастбищ и сенокосов Памира и Алайской долины», «Экологическая оценка пастбищ и сенокосов Памира по растительному покрову» и т. п.), при всей их содержательности имеют все-таки лишь косвенное отношение к тем направлениям экологии, которые рассмотрены в моей обзорной статье. Следует также отметить, что немало подобных работ проводится и в других центрах изучения высокогорной флоры и растительности.

Г. Ш. Нахуцришвили.

Институт ботаники АН ГССР,
г. Тбилиси.

Получено 3 VII 1975.

ПОДПИСИ К ТАБЛИЦАМ СТАТЬИ А. Л. ТАХТАДЖЯНА, Н. Р. МЕЙЕР

ТАБЛИЦА I

Degeneria vitiensis (сканирующий электронный микроскоп).

1 — наиболее характерное пыльцевое зерно с одной дистальной бороздой, край борозды неровный, дно ее образовано гранулярной эндэкзиной, поверхность пыльцевого зерна гладкая, перина еще не образовалась; *2* — пыльцевое зерно с длинной дистальной бороздой, заходящей на проксимальную сторону; дно борозды снаружи образовано эктэкзиной, имеющей многочисленные складки и дырочки; *3* — фрагмент пыльцевого зерна в области борозды, дно борозды неровное, сформировано гранулярной эндэкзиной; эктэкзина в борозде образует разнообразные складки и выросты; *4* — пыльцевое зерно с дистальной бороздой и расположенной перпендикулярно последней, меридиональной бороздой; местами на поверхности пыльцевого зерна имеется бугорчатая перина; *5* — фрагмент пыльцевого зерна в области борозды, дно которой образовано эктэкзиной, имеющей складки и дырочки; *6* — пыльцевое зерно с короткой дистальной бороздой, с неровными краями; *7* — пыльцевое зерно цилиндрической формы с двумя параллельно расположенными меридиональными бороздами; поверхность пыльцевого зерна мелкобугорчатая, образована периной; на дистальной стороне пыльцевого зерна сохраняется след борозды, эктэкзина в этом месте имеет складки и дырочки; *8* — пыльцевое зерно с двумя параллельными бороздами; края их неровные.

ТАБЛИЦА II

Degeneria vitiensis: *1—4* — сканирующий электронный микроскоп; *5—9* — просвечивающий электронный микроскоп.

1 — пыльцевое зерно с двумя бороздами; *2* — трехугольное в очертании пыльцевое зерно с двумя бороздами; *3* — пыльцевое зерно, имеющее, помимо дистальной борозды, короткую проксимальную; *4* — пыльцевое зерно с двумя бороздами; *5* — поперечный разрез борозды, *6* — разрез пыльцевого зерна, у которого еще нет интины; *7* — пыльцевое зерно с полностью сформированной спородермой; *8* — фрагмент тетрады микроспор; между каллозой и цитоплазмой микроспоры находится фибриллярный матрикс эктэкзины; *9* — продольный срез дистальной борозды.

б — дно борозды, *г* — гранулы спорополленина, *и* — интина, *к* — каллоза, *о* — орбикулы, *ф* — фибриллярный матрикс эктэкзины, *ц* — целлюлозная оболочка материнской клетки микроспор, *цт* — цитоплазма, *экт* — недифференцированная на слои нестолбиковая эктэкзина, *энд* — гранулярная эндэкзина.

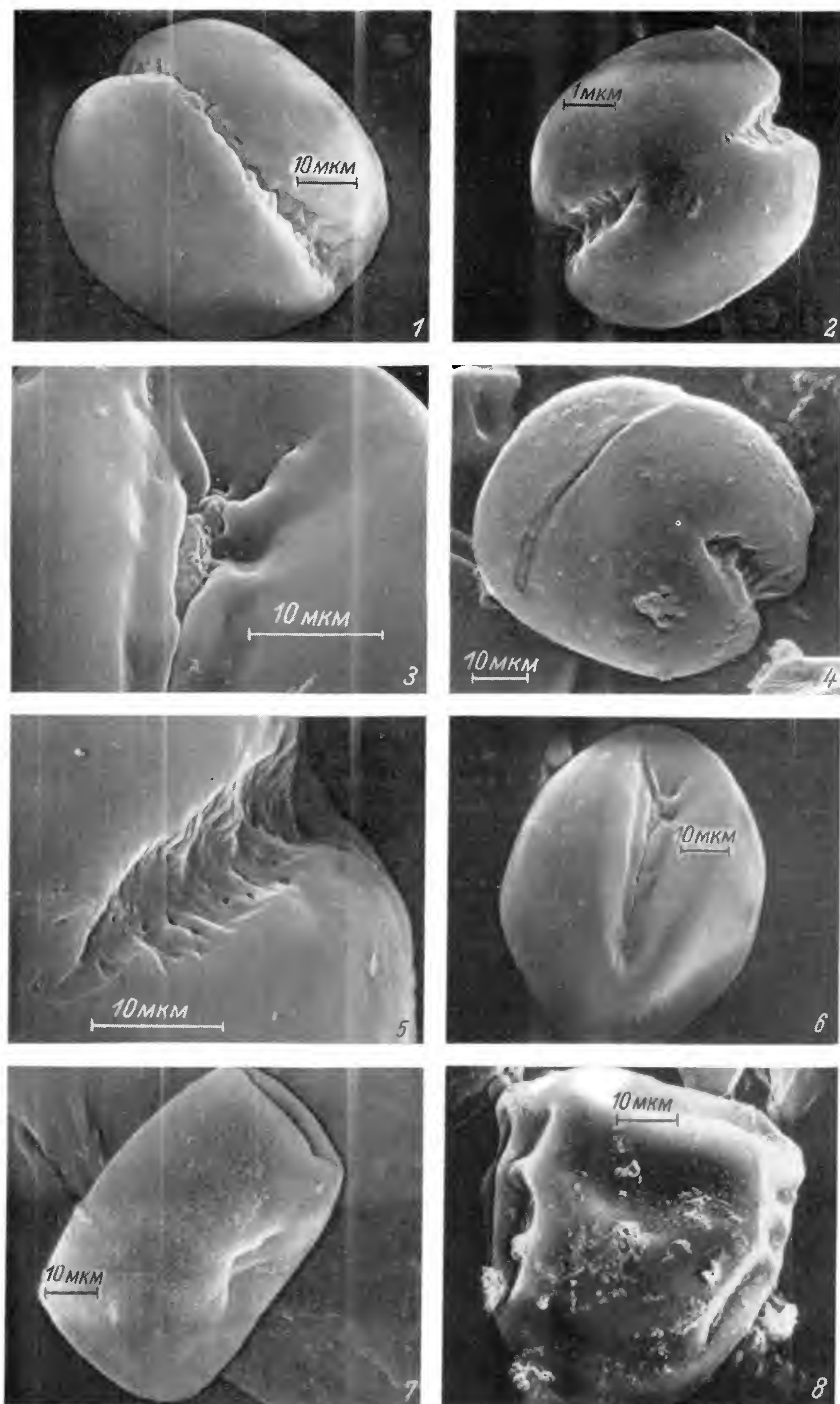


Таблица I

К стр. 1533

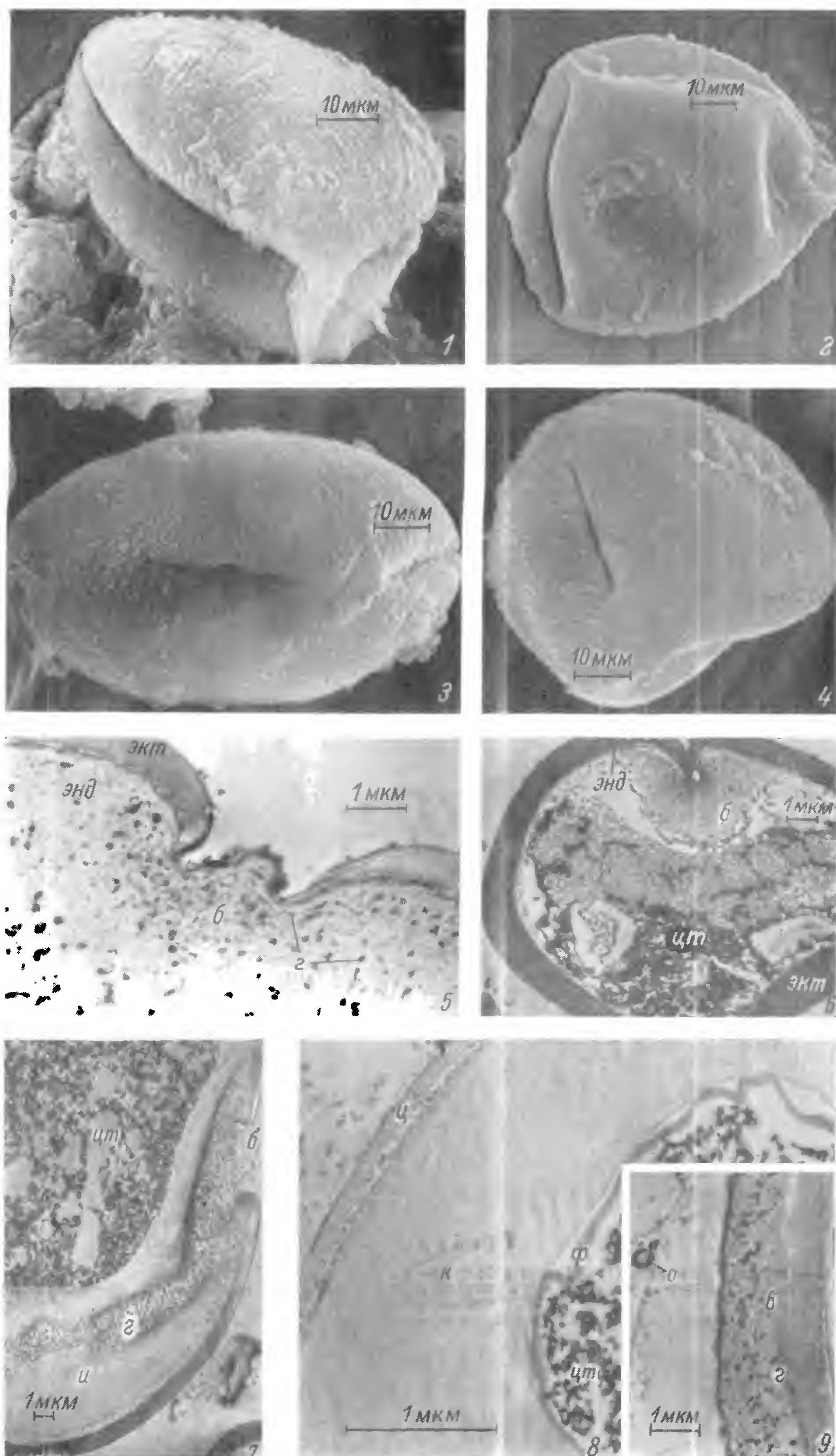
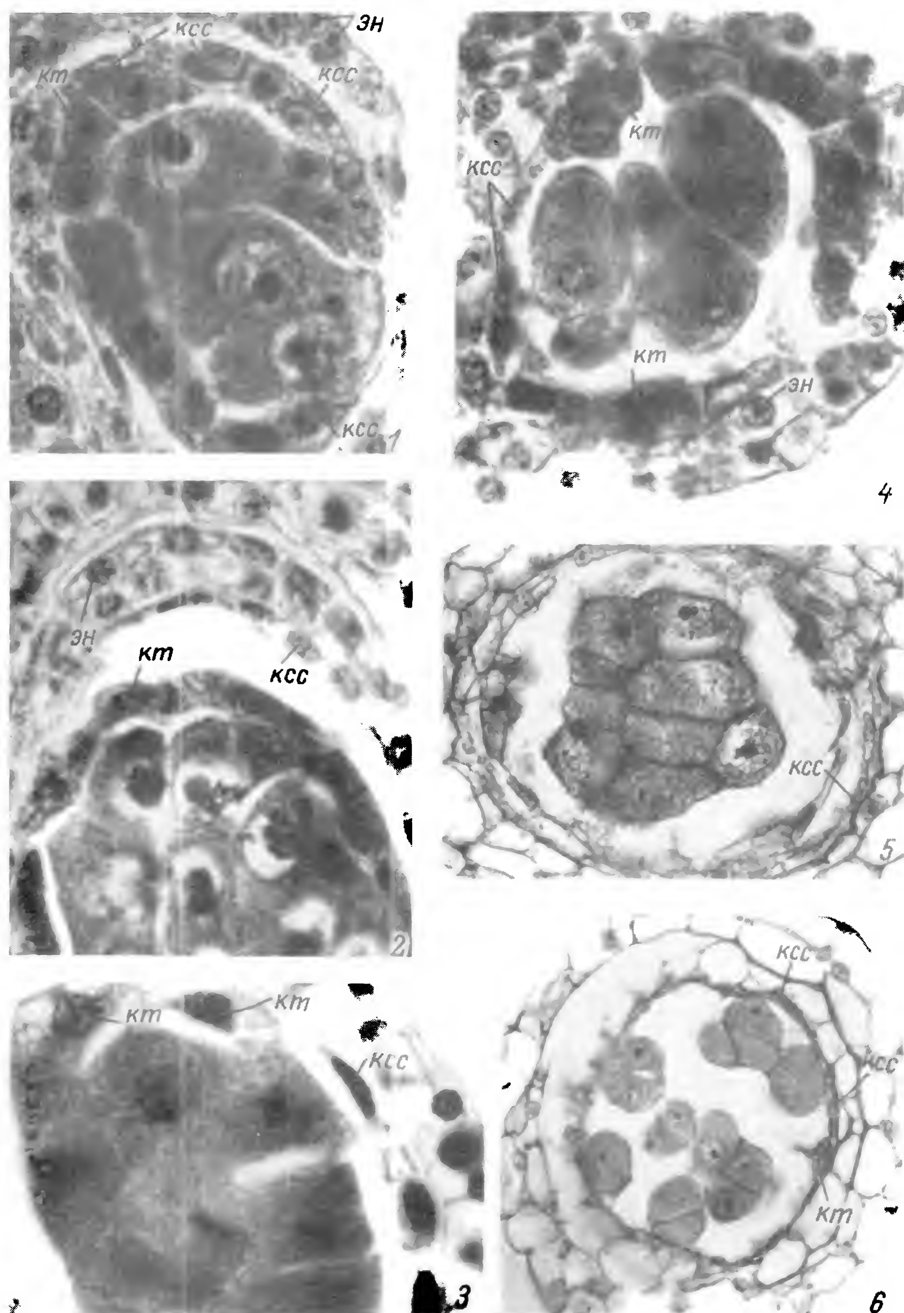


Таблица II

К ст. М. М. Лодкиной, стр. 1540



Таблица

1—3 — пыльцевые мешки (*1* — *Lemna gibba*, *2* — *L. trisulca*, *3* — *Wolffia microscopica*); *4*— *Lemna paucicostata*; *5—6* — поперечные срезы мужского цветка *Najas* (*5* — *N. flexilis*, стадия микроспороцитов; *6* — *N. marina*, стадия диад микроспор).
ксс — клетки среднего слоя, *кт* — клетки тапетума, *эн* — эндотеций.

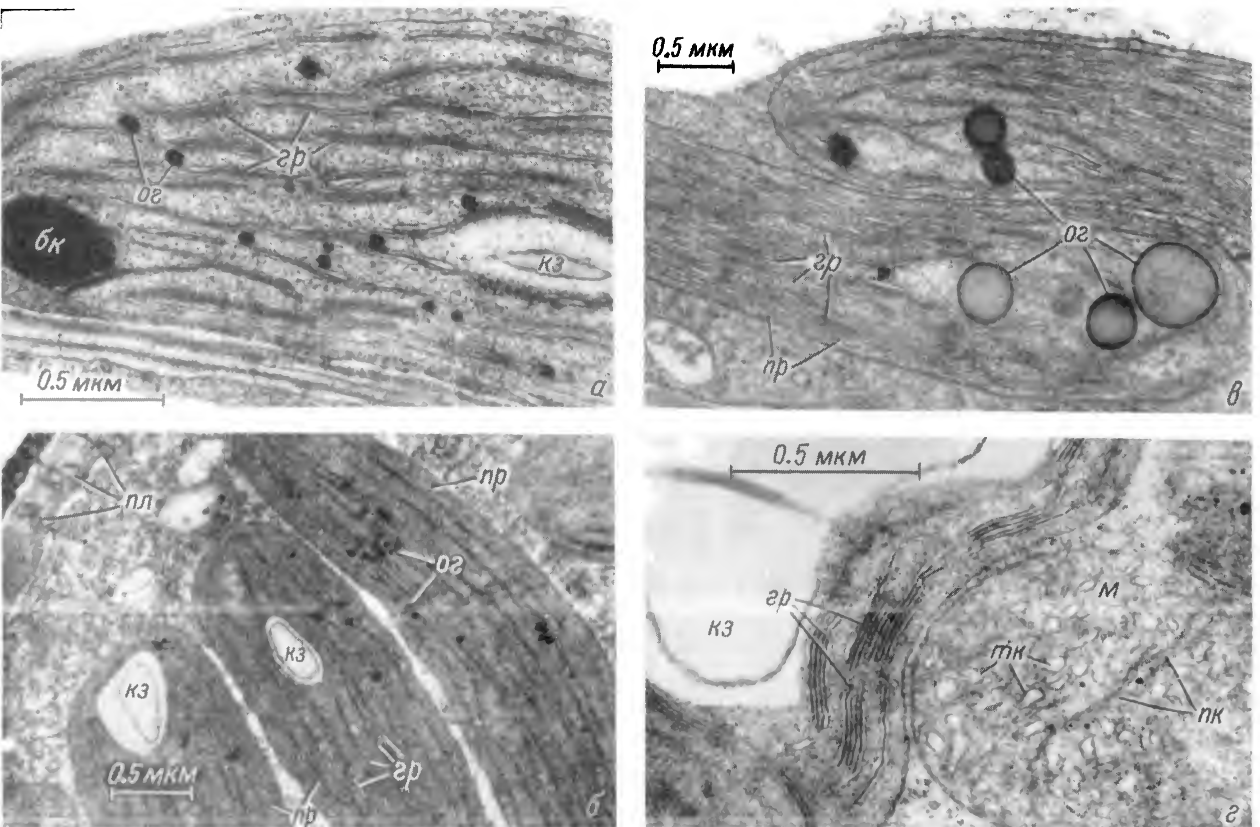


Таблица I

а — фрагмент хлоропласта из палисадной паренхимы *Salsola richteri*; *б* — хлоропласты в обкладочных клетках *S. richteri*; *в* — хлоропласты в клетках палисадной паренхимы *Suaeda microphylla*; *г* — фрагмент хлоропласта и митохондрия в обкладочной клетке *S. microphylla*.

Здесь и в табл. II, III: *бк* — белковый кристалл, *гр* — граны, *квп* — клетки водозапасающей паренхимы, *кз* — крахмальное зерно, *кпп* — клетки палисадной паренхимы, *кс* — клеточная стенка, *м* — митохондрия, *мт* — микротело, *н* — нуклеоид, *ог* — осмиофильные глобулы, *ок* — обкладочные клетки, *пк* — пластинчатые кристы, *пл* — плазмодесмы, *пр* — периферический ретикулум, *тк* — трубчатые кристы, *хл* — хлоропласты, *я* — ядро.

К стр. 1549

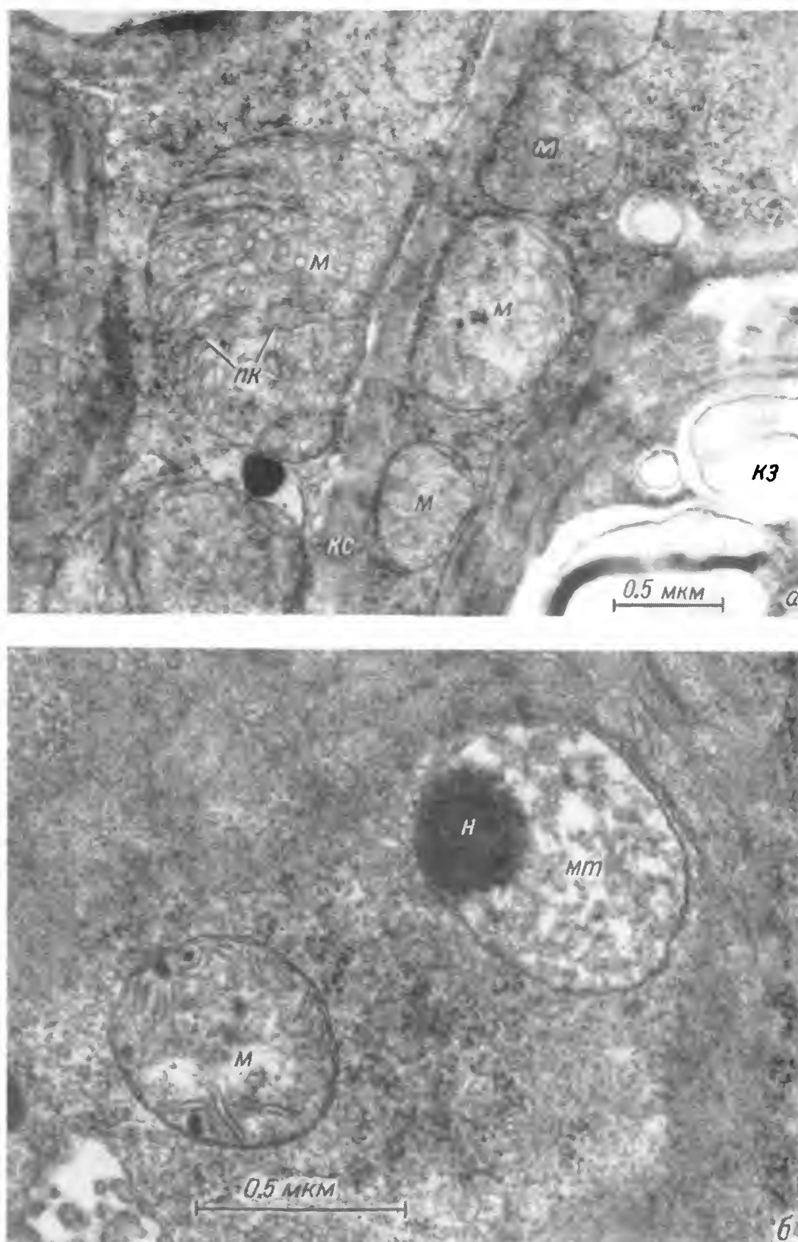
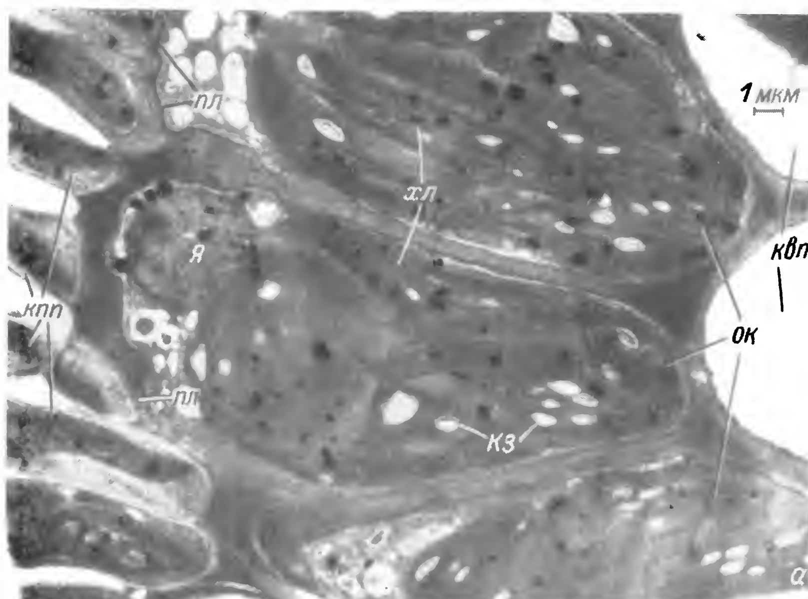


Таблица II

а — митохондрии в обкладочных клетках *Suaeda microphylla*; *б* —микротело и митохондрия в клетке палисадной паренхимы *S. microphylla*.

К стр. 1550



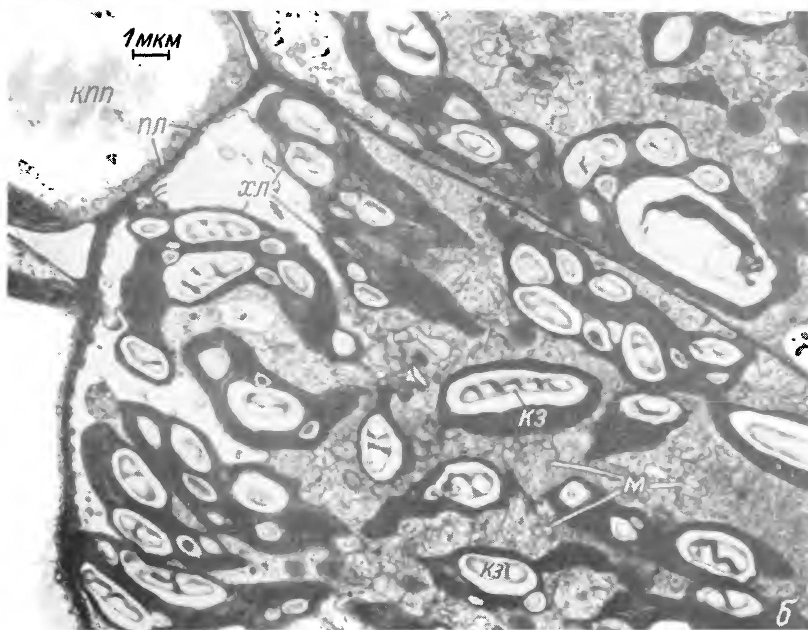


Таблица III

а — обкладочные клетки *Haloxylon persicum*; *б* — часть клетки обкладки *Atriplex flabellum.*

К ст. Л. А. Куприяновой, стр. 1558

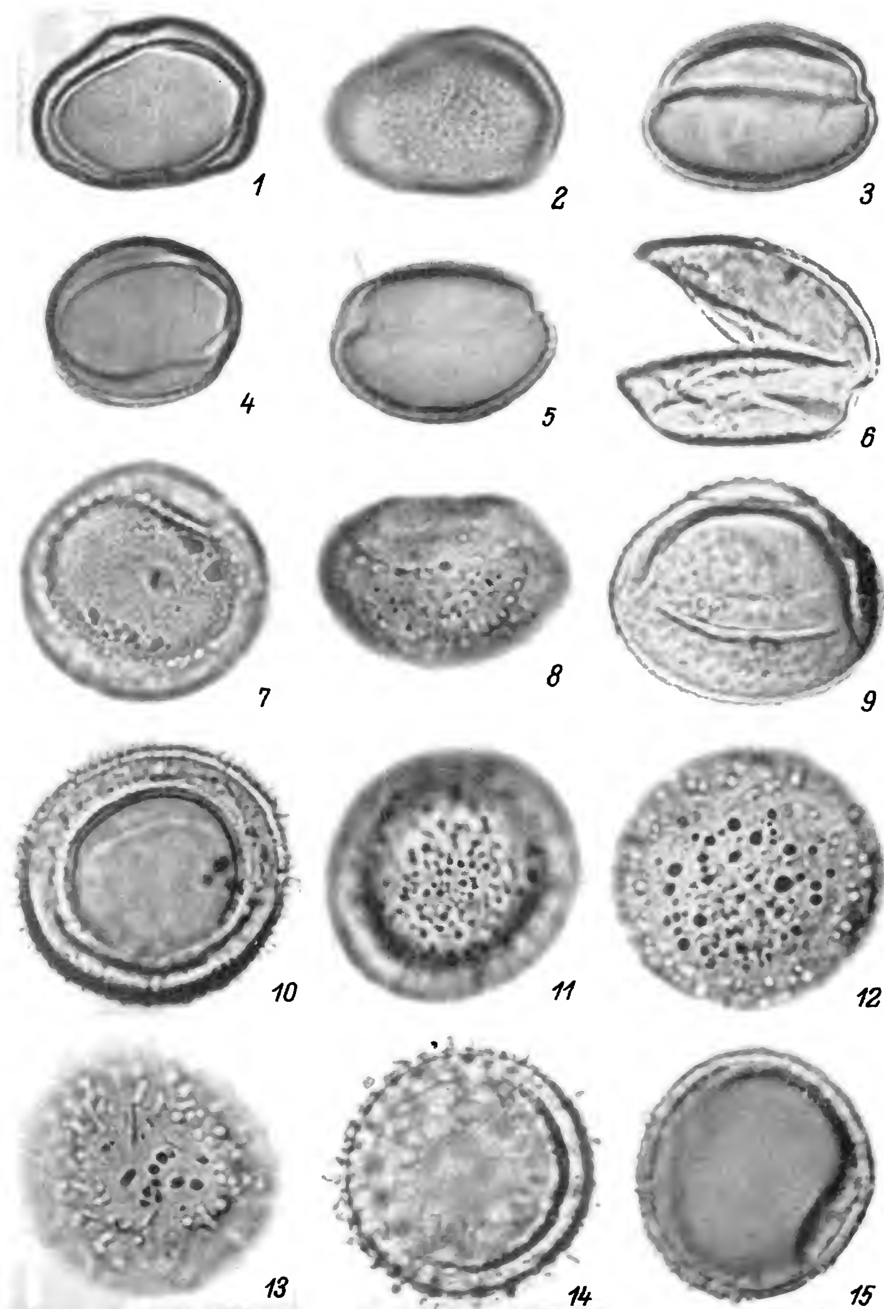


Таблица I

Микрофотографии пыльцевых зерен *Nymphaea* (× 1000).

1—3 — *N. fennica* Mela, Tav. Tammela, Salostenjarvi; *4—9* — *N. tetragona* Georgi; *4, 5* — Оленекский р-н, р. Долдын; *7—8* — Псковская обл.; *6—9* — Казахстан, Павлодарская обл., пойма Иртыша); *10, 11* — *N. minoriflora* (Simonk.) Wissjul., Черновицкая обл., р. Десна; *12, 15* — *N. candida* J. Presl, Ленинградская обл., Ломоносовский р-н, р. Коваши; *13, 14* — *N. alba* L., Херсон.

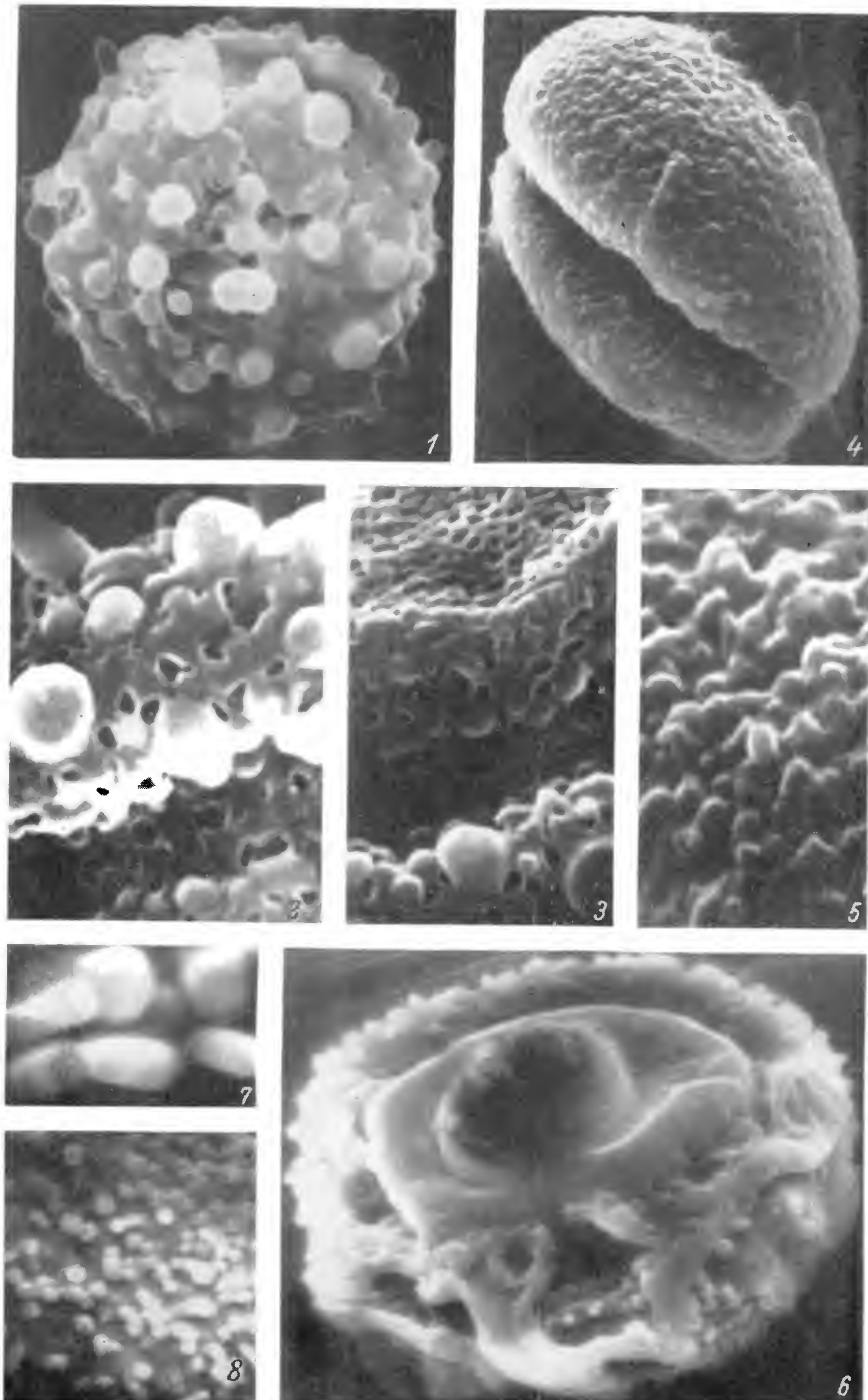
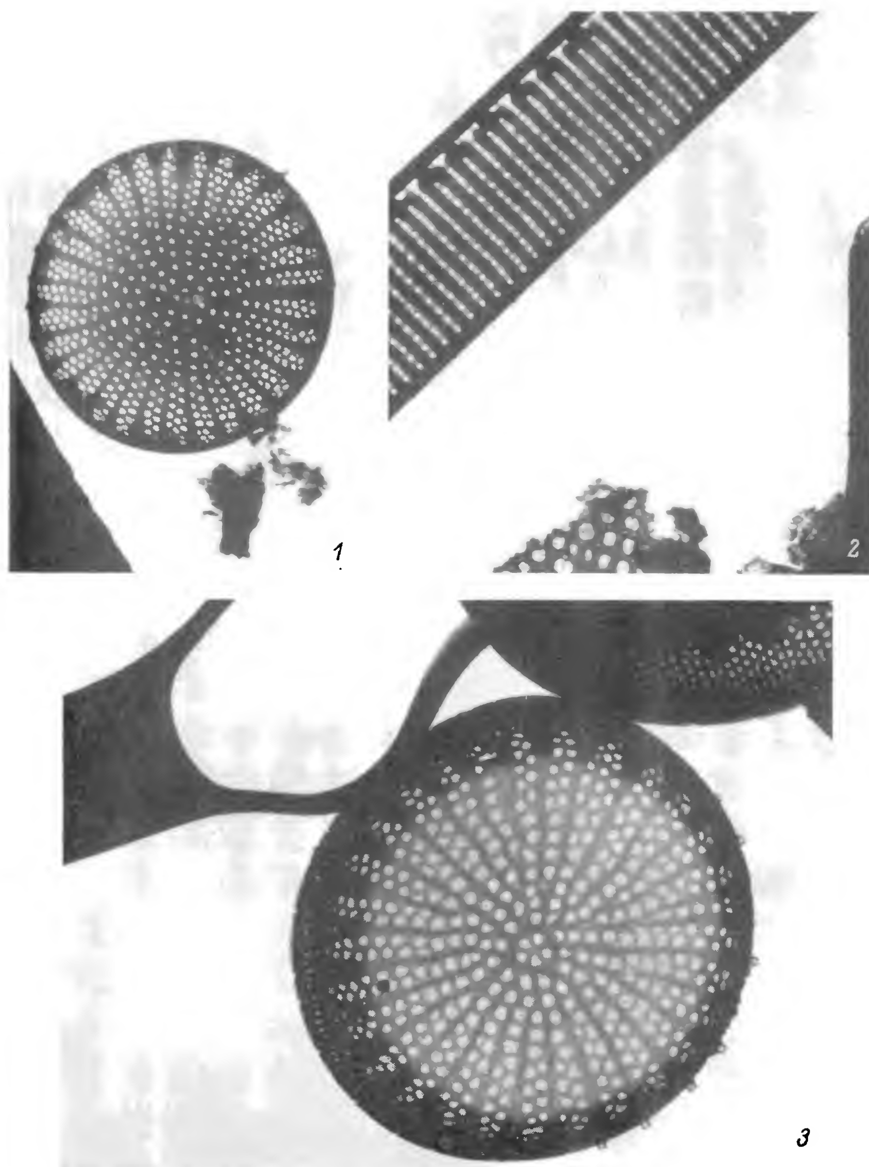


Таблица II

Электронные микрографии пыльцевых зерен *Nymphaea*.

1—3 — *Nymphaea candida* J. Presl (*1* — общий вид пыльцевого зерна; *2* — деталь скульптуры дистальной поверхности, ×8000; *3* — поверхность крышечки, ×8000, Харьковская обл., Сев. Донец); *4*, *5* — *N. fennica* Mela (*4* — общий вид пыльцевого зерна, ×2000; *5* — деталь скульптуры проксимальной поверхности, ×8000, Tav. Tammela, Salostenjarvi); *6—8* — *N. minoriflora* (Simonk.) Wissjul. (*6* — общий вид пыльцевого зерна, ×2750; *7* — скульптурные элементы на проксимальной поверхности, ×10000; *8* — скульптура на проксимальной поверхности, ×3000, Черновицкая обл., р. Десна).

К ст. С. И. Генкала, И. М. Валонова, стр. 1579



Препараты: *1*, *2* **— с трехлетним сроком хранения;** *3* **— после 30-кратного шлюзования (использовалась коллоксилиновая пленка-подложка, укрепленная углеродом).**

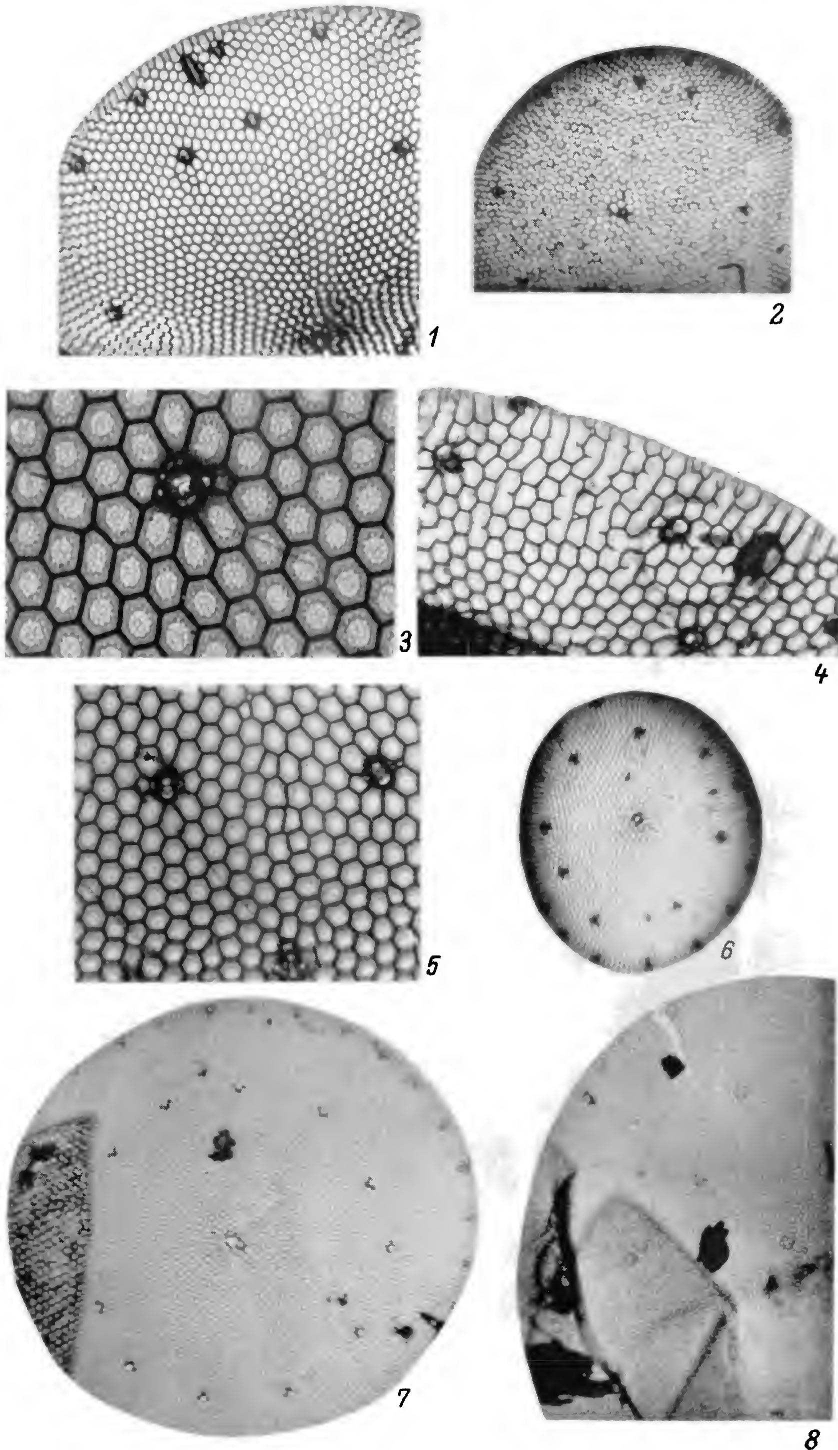


Таблица I

Thalassiosira subtilis (Ostf.) Gran с двумя кольцами подпертых выростов из различных местонахождений (ТЭМ).

Тихий океан, р-н Куро-Сио: *1*, *2* — часть створки с двумя кольцами трубковидных подпертых выростов и одним щелевидным выростом (*1* — ×5000, *2* — ×4500); *3* — ареолы с ситовидным велумом и створочным подпертым выростом, ×29 000; *4*, *5* — прикраевая часть створки с выростами двух типов, ×10 000. Мексиканский залив: *6* — створка, ×4500. Индийский океан (*7*, *8*): *7* — Мозамбикский пролив, наружная поверхность створки, ×3200; *8* — экватор, внутренняя поверхность створки, ×3200.

К стр. 1590

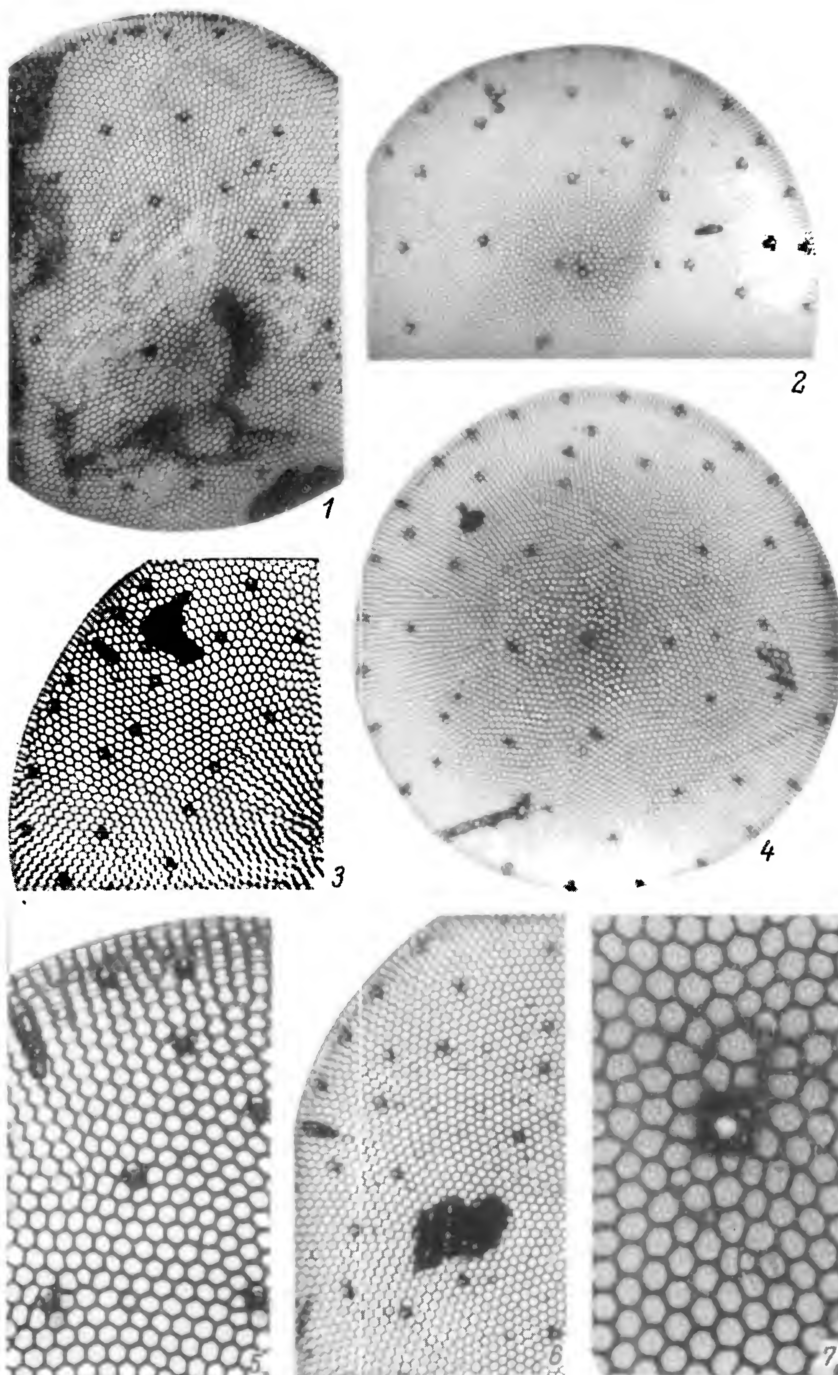


Таблица II

Thalassiosira subtilis **(Ostf.) Gran с тремя и четырьмя кольцами подпертых выростов из различных местообитаний (ТЭМ).**

Тихий океан, у берегов Перу: *1* — створка с тремя кольцами трубковидных подпертых выростов, ×3860. Индийский океан (*2—7*): *2, 3* — экватор, створки с тремя кольцами трубковидных подпертых выростов и различным местоположением щелевидного выроста, ×3200; *5* — часть створки с четырьмя кольцами трубковидных подпертых выростов и одним щелевидным выростом, × 5200; Аравийское море: *4* — створка с четырьмя кольцами трубковидных подпертых выростов ×3850; *7* — ареолы с ситовидным велумом и одним трубковидным подпертым выростом, ×22000. Мозамбикский пролив: *6* — створка с четырьмя кольцами трубковидных подпертых выростов, ×3200.

К стр. 1591

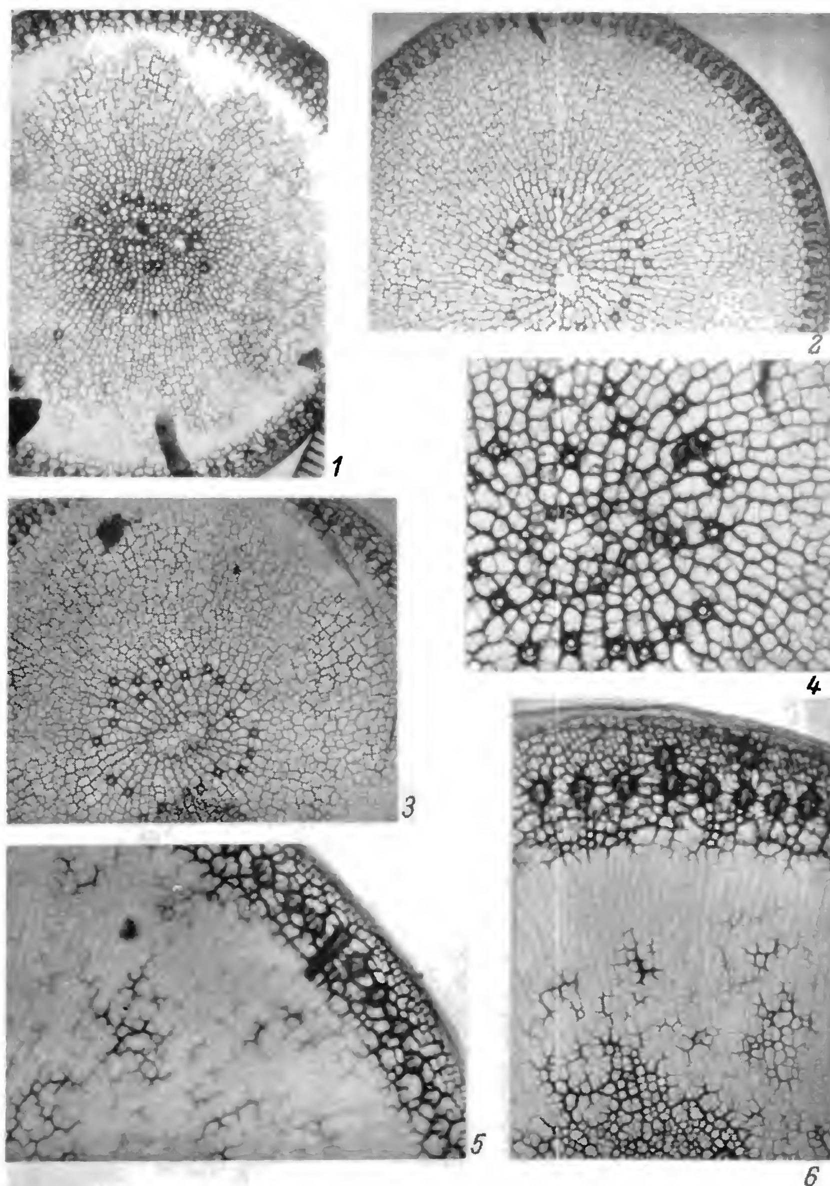


Таблица III

Thalassiosira fluviatilis Hust., структура створок (ТЭМ).

Каспийское море (культура): *1—3* — различные створки, ×3200; *4* — центр створки с трубковидными подпертыми выростами, ×7200; *5* — краевой щелевидный вырост, ×7200; *6* — часть створки с краевыми трубковидными подпертыми выростами, ×7200.

К стр. 1591

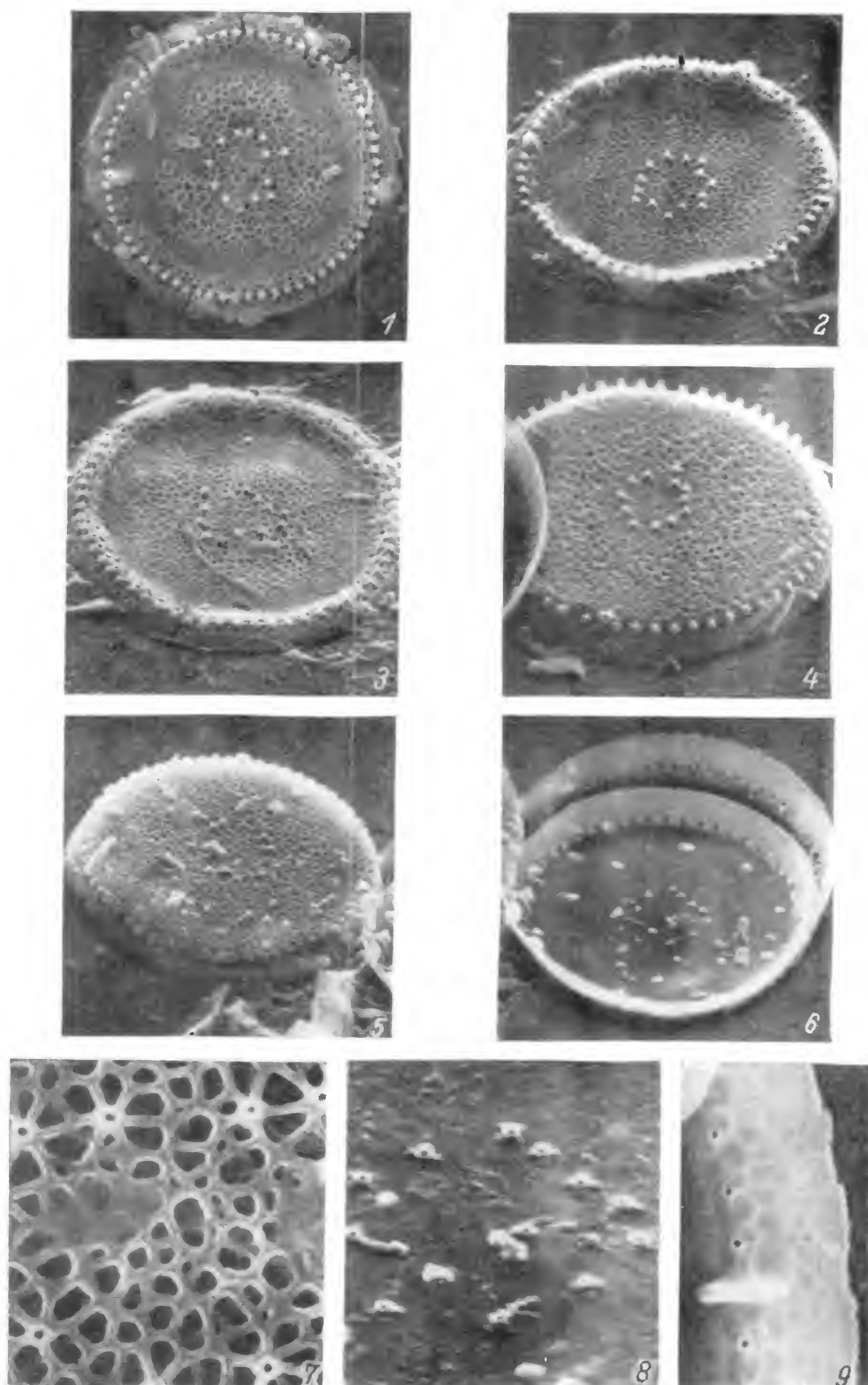


Таблица IV

Thalassiosira fluviatilis Hust., структура створок (СЭМ).

Каспийское море (культура): *1—5* — различные створки с разным количеством центральных подпертых выростов, образующих кольцо (*1* — ×2000; *2*, *3*, *5* — ×2500; *4* — ×3000); *6* — две створки с внутренней поверхности, ×3000; *7* — кольцо центральных подпертых выростов с наружной поверхности створки; *8* — кольцо центральных подпертых выростов с внутренней поверхности створки; *9* — щелевидный вырост с внутренней поверхности створки (*7—9* — ×10 000).

К стр. 1591

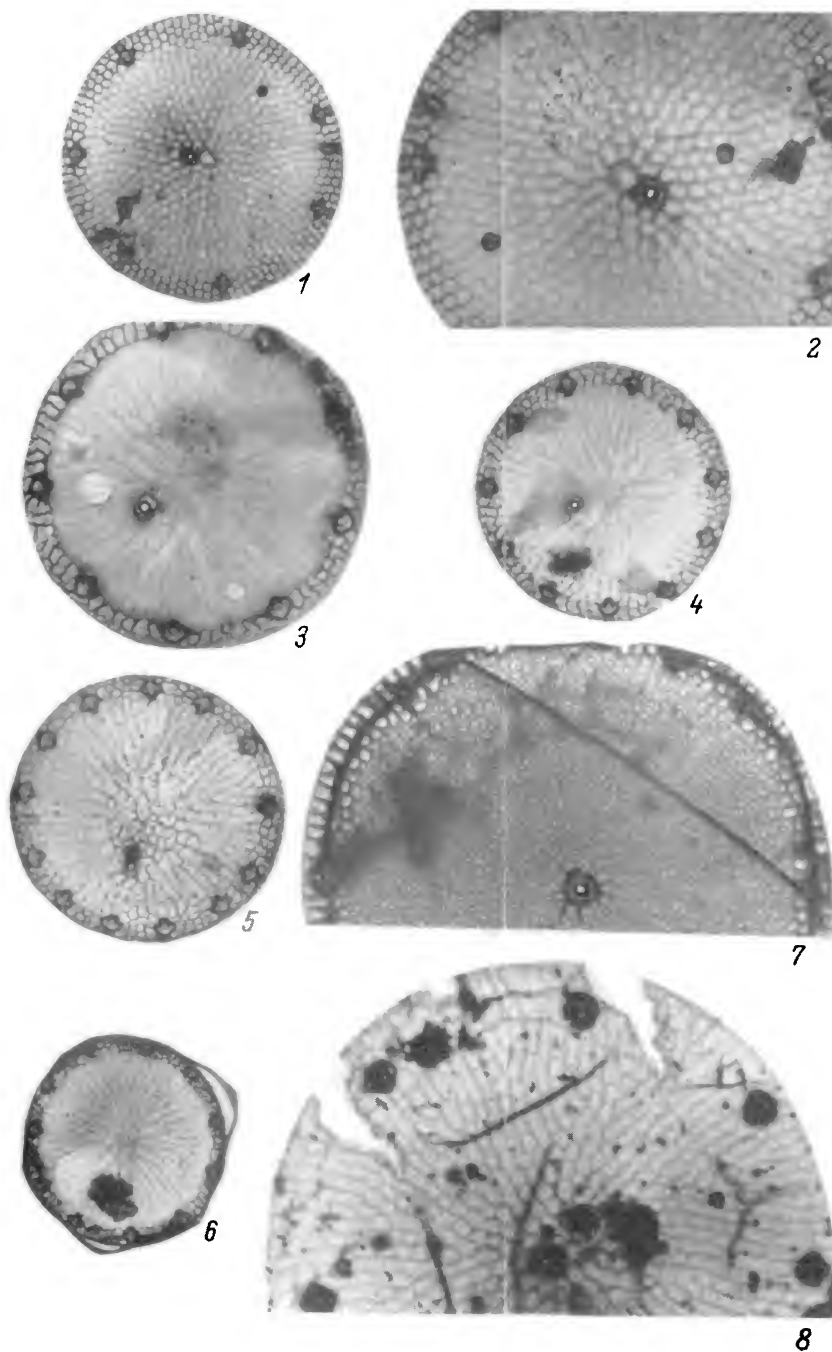


Таблица V

Thalassiosira pseudonana (Hust.) Hasle et Heimdal, структура створок из разных местонахождений (ТЭМ).

Черное море (культура): *1—6* — различные створки (*1*, *3*, *4*, *5* — ×9600; *2* — ×12 200; *6* — ×7200). Мексиканский залив: *7*, *8* — створки с центральным подпертым выростом, ×12 200.

К стр. 1591

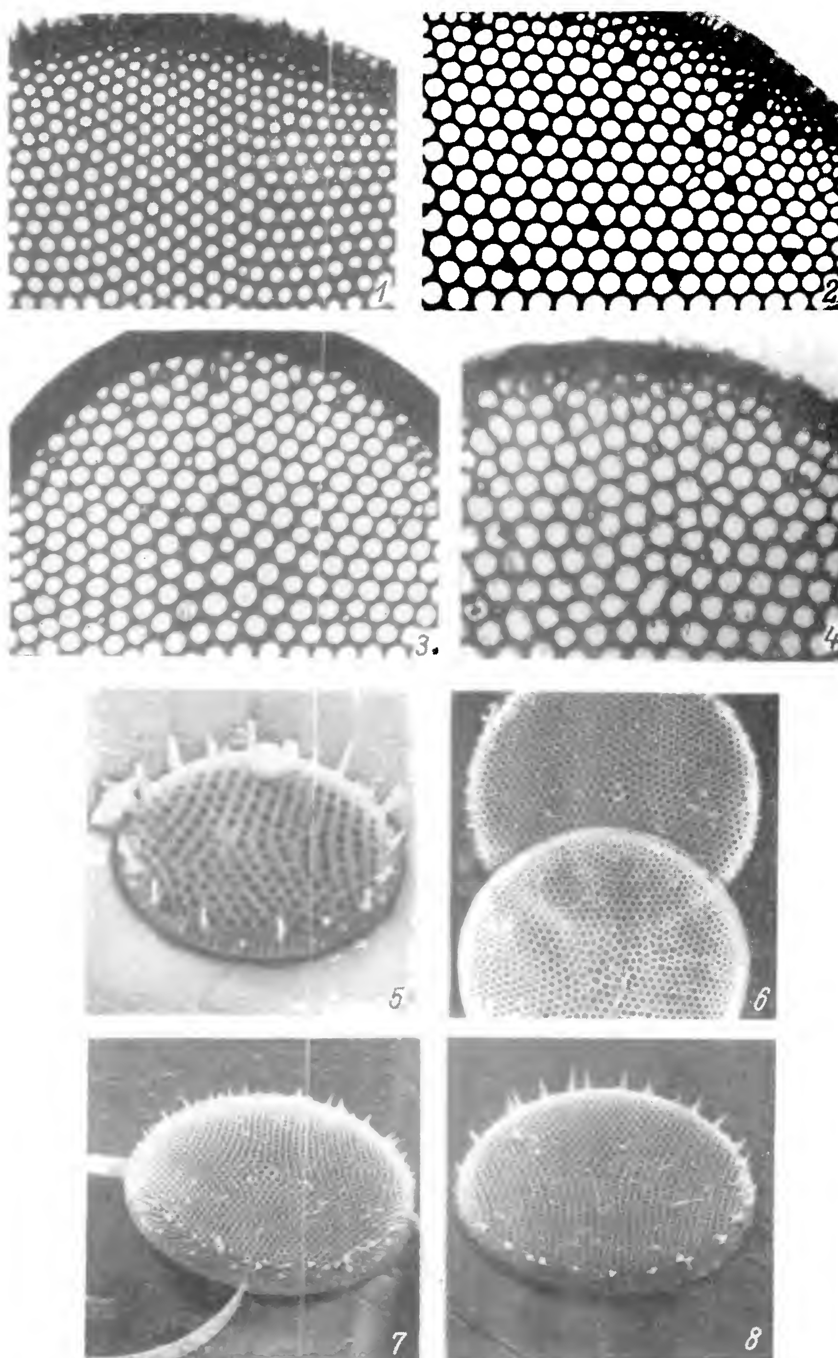


Таблица VI

Thalassiosira excentrica **(Ehr.) Cl., структура створок из различных местонахождений (ТЭМ, СЭМ).**

Черное море: *1*, *2* — часть створок с различным расположением ареол и разным количеством створочных и краевых подпертых выростов, ×3200. Атлантический океан, юго-западная часть Африки: *3*, *4* — части створок с подпертыми выростами, ×6400. Тихий океан, у берегов Перу: *5* — створка с крупными шипами и мелкими подпертыми выростами, ×2000. Ионическое море: *6*—*8* — створки с различной структурой, ×1000.

Vol. LXI *№ 11*

November, 1976

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

1 р. 50 к. **Индекс 70056**

Стр.